ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

[illegible]

ZOOLOGIE

8/141

389 N.H.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

Septième
~~*HUITIÈME*~~ *SÉRIE*

ZOOLOGIE

CORBEIL. — IMPRIMERIE CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

ZOOLOGIE

ET

PALÉONTOLOGIE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
ET L'HISTOIRE NATURELLE DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. A. MILNE-EDWARDS

TOME XIV

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

—

1893


SMITHSONIAN
LIBRARY

505.44
7e ser.
t. 14
1893

HISTOIRE

DE

LA BLASTOGÉNÈSE
CHEZ LES BOTRYLLIDÉS

Par M. A. PIZON

INTRODUCTION

En 1859, Huxley découvrait le premier, chez les Pyrosomes, un phénomène jusqu'alors sans analogue dans le règne animal : l'ascidiozoïde formé par l'œuf bourgeonne si rapidement et a une existence si éphémère que ce n'est pas lui, mais les quatre jeunes ascidiozoïdes qu'il a engendrés qui sortent de l'œuf à l'éclosion. Depuis lors, il semble que tous les efforts des ascidiologues se soient portés presque exclusivement à l'étude des Tuniciers nageurs, les Salpes, les Doliolum, les Anchinies, dont la reproduction présente en effet des particularités si curieuses.

Le développement des bourgeons, les lois de la succession des formes agames et des formes sexuées, le cycle de l'évolution de chacune de ces formes, ont fait le sujet de nombreux travaux de Salensky, de Todaro, d'Ulianin, de Brooks, de Grobben, de Barrois, etc., sans parler des observations qui datent d'une quarantaine d'années, et auxquelles ont attaché leurs noms d'éminents naturalistes, Müller, Krohn, Leuckart, Gegenbaur, Keferstein et Ehlers.

En revanche, si chez les Ascidies composées, Ganin, Krohn, H. Milne-Edwards et Giard nous ont révélé l'exis-

tence d'une reproduction par œufs et par bourgeons, les tentatives qui ont été faites en vue d'établir le cycle de l'évolution des ascidiozoïdes de ce groupe, se comptent : quelques observations de Krohn chez les Botrylles, quelques autres plus récentes de Jourdain et c'est tout; on peut dire que la question reste entière.

C'est ainsi, par exemple, que nous sommes sans aucune connaissance sur les relations qui existent entre la reproduction ovarienne et la reproduction blastogénétique chez une Claveline, un Polyclinien (Amarouque, Circinalium, etc.) ou un Didemnien quelconque. Quel est l'ordre de succession des deux modes de reproduction? comment s'opère la fécondation? etc.

Le cycle de l'évolution des membres de chacune des espèces d'Ascidies composées est à déterminer. M. Jourdain est le seul qui ait tenté d'établir l'ordre de succession des ascidiozoïdes à divers états de sexualité chez le genre *Botrylloïdes* et encore n'est-il pas arrivé à des résultats satisfaisants.

La tunique parfois épaisse qui recouvre les ascidiozoïdes de ces colonies, le pigment parfois très abondant qui les imprègne, rendent les observations sur le vivant toujours très difficiles et empêchent de suivre un jeune ascidiozoïde dans tout le cours de son évolution. C'est certainement la cause de l'abandon dans lequel les ascidiologues ont laissé les Ascidies composées, lorsqu'il s'est agi de suivre un même ascidiozoïde depuis le moment où il apparaît dans le cormus jusqu'à celui où il n'est plus représenté que par un petit amas granuleux, dernières traces de son existence. Non pas que les travaux anatomiques aient fait défaut : depuis longtemps Krohn, H. Milne-Edwards, Kovalewsky, Giard, et plus récemment Herdmann, Della Valle, van Beneden et Julin, Maurice et Lahille ont fixé les caractères anatomiques des diverses familles d'Ascidies composées; mais pour ces observations, les ascidiozoïdes sont extraits forcément de la tunique ou même débités en coupes minces, tandis que la transparence des Salpes, des Doliolum, des Pyrosomes, au

contraire, donne la possibilité de suivre sur le vivant l'évolution complète de chaque membre de la colonie et explique l'empressement des ascidiologues à s'occuper de préférence de ces formes.

Les Ascidies composées présentent cependant, au moins chez les Botryllidés, des phénomènes aussi curieux que ceux des Salpes ou des Pyrosomes en ce qui concerne la reproduction. Je puis même dire que sous ce rapport les Botrylles ont avec les Salpes et les Pyrosomes des relations extrêmement étroites, ainsi que je l'établis dans le présent travail.

Une des particularités les plus remarquables de l'évolution de certaines Ascidies composées, c'est évidemment la précocité de leur bourgeonnement, et sous ce rapport encore elles se rapprochent des Pyrosomes.

Si le cyathozoïde des Pyrosomes, même avant son éclosion, a déjà produit quatre nouveaux bourgeons, on sait aussi que la larve de l'*Astellium spongiforme* et celle du *Pseudodidemnum* (f. des Diplosomidés) éclosent avec un bourgeon tout formé, et Lahille a montré que les grosses larves des *Diplosomoïdes Lacazii*, riches en vitellus nutritif, présentent une dizaine de blastozoïdes douze heures seulement après leur éclosion.

Chez les Botryllidés, au contraire, d'après les observations de Krohn, de Metschnikoff et de Della Valle, on a toujours admis que le bourgeonnement ne commençait chez la larve qu'après sa fixation ; il n'en est rien. J'ai vu l'apparition des premiers rudiments de jeunes blastozoïdes chez des larves très jeunes et encore enfermées dans l'enveloppe maternelle. A l'éclosion, l'oozoïde a déjà, sur le côté droit, une vésicule proéminente qui commence à se diviser par deux sillons latéraux, pour engendrer les sacs péribranchiaux d'un nouvel individu.

Dans les associations des Botrylles, ainsi que je l'ai reconnu, chaque blastozoïde meurt après qu'il a laissé échapper ses larves ; mais auparavant il a confié aux générations suivantes les œufs qui n'ont pu être fécondés dans son sein en

raison de leur jeune âge. Il résulte de ces faits que la fonction de reproduction est sans cesse en activité chez les Botrylles, et qu'établir le cycle de l'évolution de l'ascidiozoïde consiste essentiellement à faire l'histoire de la reproduction. Or, il se présente cette particularité bien bizarre chez les Botryllidés, c'est que les éléments sexuels émigrent d'une génération dans une autre par les tubes vasculaires et que, par suite, il devient impossible d'étudier la reproduction de ces animaux sans connaître les relations exactes des divers ascidiozoïdes d'un même système (1) d'abord, puis celles des divers systèmes qui composent un cormus tout entier.

C'est à l'embryogénie que j'ai demandé la solution de ces questions diverses. J'ai étudié en premier lieu le développement du bourgeon chez le genre *Botryllus* et ses relations avec le parent ; et comme je suis arrivé relativement à l'origine de certains organes, et en particulier de l'organe vibratile, à des résultats bien différents de ceux qui étaient admis jusqu'ici, pour pouvoir les généraliser s'il y avait lieu, j'ai étendu mes recherches sur ces différents points d'organogénèse (sac péribranchial, cavité périviscérale, organe vibratile et système nerveux) aux bourgeons du genre *Botrylloïdes* et aux larves des Botrylles et des Botrylloïdes.

En second lieu, après Krohn, Giard et Della Valle, j'ai reconstitué le processus de la formation du premier système d'ascidiodèmes (2) en partant de la larve ; la méthode des coupes que j'ai employée m'a révélé certaines particularités fort importantes sur le bourgeonnement de la larve, les glandes sexuelles des premières générations, les relations vasculaires des diverses générations, qu'un simple examen par transparence n'avait pu révéler aux savants que je viens de nommer.

Une fois le premier système constitué, j'ai recherché comment de nouveaux systèmes venaient s'ajouter à celui-là

(1) On sait qu'on désigne sous le nom de *système*, l'ensemble des individus groupés autour d'un cloaque commun.

(2) J'appelle *ascidiodème* l'ensemble constitué par un blastozoïde adulte et les jeunes bourgeons qu'il a engendrés et qui l'accompagnent à droite et à gauche. La figure 62, pl. VII, représente un ascidiodème isolé.

et dans quel ordre les jeunes blastozoïdes se substituaient aux anciens, ce qui m'a permis de formuler les lois générales de la blastogénèse et de montrer que ces lois sont les mêmes chez les colonies en voie de formation et chez les colonies âgées.

Le rôle que jouent dans l'ascidiodème les blastozoïdes morts constitue l'un des traits les plus intéressants des associations de Botrylles. En étudiant le développement de l'appareil vasculaire colonial, j'ai vu que les tubes vasculaires d'un blastozoïde persistent après sa mort et servent à conduire les produits provenant de sa dégénérescence chez les ascidiozoïdes survivants, où ils sont digérés. L'ascidiozoïde, une fois mort, sert de nourriture aux bourgeons qu'il a engendrés!

La troisième partie de mon travail est consacrée à l'étude du développement des glandes génitales, des membranes de la larve et des follicules testiculaires. On peut dire que c'est l'évolution des éléments sexuels qui imprime aux Botryllidés leur caractère tout spécial. Aussi ai-je apporté tous mes soins à cette étude : les modifications successives des glandes génitales chez un même blastozoïde ; — la migration des ovules, qui appartiennent à trois ou quatre générations successives avant d'atteindre leur complet développement ; — la fécondation de ces œufs par des spermatozoïdes qui appartiennent à la troisième ou quatrième génération suivante ; — enfin, comme corollaire de tous ces faits, le cycle de l'évolution de l'ascidiozoïde, tels sont les points que j'ai exposés dans la dernière partie de ce travail, et que je ne suis parvenu à établir qu'à la suite de très nombreuses observations, répétées sur des colonies recueillies à chaque mois de l'année et que j'ai examinées entières ou débitées en coupes minces.

Dans ces recherches si délicates, je n'ai rien avancé sans être en mesure de l'appuyer sur des preuves multiples.

J'ai étudié les colonies par deux procédés différents, qui, à mon avis, pour bon nombre de questions, doivent se compléter et se contrôler mutuellement. Les unes ont été étudiées entières après dépigmentation par l'eau oxygénée, dont

l'action est beaucoup moins brutale que celle de l'eau de Javel ; seulement il est nécessaire de se servir ensuite de la trompe à eau pour enlever les nombreuses bulles de gaz qui remplissent les cavités du corps.

On colore ensuite très légèrement par le carmin ou par l'hématoxyline. La surcoloration par le carmin boracique, suivie de la décoloration partielle par l'alcool étendu d'H Cl, m'a donné aussi de bons résultats.

Après un certain nombre d'essais sur les liquides fixateurs, je me suis arrêté à l'acide acétique cristallisable, employé déjà avec succès par V. Beneden dans ses recherches sur les Tuniciers et plus tard par Maurice. L'acide picrosulfurique, conseillé par ce dernier auteur, m'a donné aussi de très bons résultats. J'ai employé également la liqueur de Flemming. Les cormus, bien que retirés rapidement de l'eau de mer et plongés immédiatement dans le liquide fixateur, ont souvent le temps de se contracter. Il est préférable de les anesthésier au préalable par du chlorhydrate de cocaïne au millième. Quand les siphons, bien épanouis, ne se contractent plus en les touchant avec une aiguille, on procède à la fixation.

M. F. Bernard, aide-naturaliste au laboratoire de malacologie, en excellent camarade et avec une obligeance que j'ai su apprécier, m'a mis au courant de la confection des coupes et des procédés de coloration que lui et Rémy Perrier ont employés dans leurs recherches sur les Prosobranches ; on les trouvera exposés tout au long dans leurs mémoires.

Les colorants que j'ai employés de préférence sont le carmin aluné et le carmin boracique. Ces carmins combinés avec le *bleu de méthylène*, employé avec succès par MM. Bernard et R. Perrier, m'ont donné aussi quelques belles coupes en double coloration.

Le fragment de cormus est laissé quelques heures dans la solution de carmin aluné (temps variable avec la grosseur du fragment), lavé rapidement à l'eau distillée et mis vingt-quatre heures dans un bain d'alcool à 70°, en renouvelant celui-ci au moins deux fois, — puis vingt-quatre heures dans l'alcool

à 90° — vingt-quatre heures dans l'alcool absolu en renouvelant celui-ci au moins deux fois.

Pour avoir des doubles colorations au bleu de méthylène, le fragment est transporté successivement, au sortir de l'al cool à 70° dans des solutions alcooliques de bleu à 90° et à 100° (solutions au 1/4 ou même au 1/5).

On met ensuite l'objet une heure dans le toluène, qui se mélange à l'alcool et qui permet ensuite de passer dans le cèdre. Au bout de vingt-quatre heures dans ce dernier liquide, ou même de quelques heures en s'aidant de la trompe à eau, l'objet en est suffisamment imprégné pour pouvoir être mis dans un mélange de paraffine et de cèdre fondant vers 25 ou 30°, puis dans un mélange fondant vers 40° et enfin dans de la paraffine pure fondant vers 56°. Les coupes sont collées sur verre au moyen d'une solution de gélatine de 2 à 3 p. 100, qui a l'avantage de faire étaler parfaitement les coupes quand elles sont enroulées.

Ce procédé de montage des coupes est celui que MM. Bernard et R. Perrier ont employé dans leurs recherches sur les Mollusques.

J'ai employé aussi pour coller les coupes le mélange de collodion et d'essence de girofle, mais seulement quand elles étaient parfaitement planes et n'avaient pas besoin d'être étalées davantage, car elle se déroulent très difficilement avec ce liquide.

J'ai effectué ces recherches tant au laboratoire de malacologie du Muséum qu'au laboratoire maritime de Saint-Vaast-la-Hougue, où j'ai séjourné pendant une grande partie de la belle saison en 1889 et en 1890.

Je suis heureux d'exprimer à M. le professeur Edmond Perrier toute ma reconnaissance pour l'hospitalité si généreuse et si sympathique qu'il a bien voulu me donner dans ses deux laboratoires, et pour les conseils si autorisés et si bienveillants qu'il m'a prodigués au cours de mes recherches.

Je remercie également M. le professeur Milne-Edwards qui, avec une obligeance extrême, a bien voulu présenter à

l'Institut quelques-unes de mes notes et accueillir le présent mémoire dans les *Annales des Sciences naturelles* ; mon excellent ami Bouvier, professeur agrégé à l'École supérieure de pharmacie, qui, lui aussi, ne m'a jamais ménagé ses encouragements et a présenté plusieurs de mes communications à la Société philomathique; et enfin M. F. Bernard, aide-naturaliste à la chaire de malacologie qui, comme je l'ai déjà dit, m'a mis au courant du montage des coupes et des divers procédés de fixation et de coloration qu'il a employés dans ses recherches sur les organes palléaux des Prosobranches.

DIVISION DU TRAVAIL

IIe PARTIE.

FORMATION DES COLONIES.

IIIe PARTIE.

ÉTUDE DE LA REPRODUCTION SEXUELLE.

PREMIÈRE PARTIE

ORGANOGÉNÈSE

CHAPITRE PREMIER

DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS CHEZ LES BOTRYLLES.

Plusieurs travaux ont été publiés sur le développement des bourgeons de Botrylles. Ce sont ceux de Ganin, de Metschnikoff, de Kritschagine, de Giard et de Della Valle.

Ces naturalistes ont fait leurs observations sur des bourgeons entiers et se sont généralement bornés à l'étude de quelques points : la division de la vésicule primitive en trois, la formation du sac branchial et du tube digestif. Giard et Della Valle ont également étudié le développement de l'organe vibratile et du ganglion ; mais leurs observations n'ont porté que sur quelques stades déjà avancés et l'origine de l'organe vibratile est restée obscure, comme d'ailleurs chez tous les Tuniciers.

Nous sommes également sans aucune notion relativement à l'origine du cœur et du mésoderme; en ce qui concerne le développement des glandes génitales, je suis arrivé à des résultats bien différents de ceux de Della Valle, le seul qui se soit déjà occupé de cette question.

Enfin l'étude des coupes m'a montré que l'évolution des diverticules péribranchiaux et de la cavité cloacale n'est pas tout à fait telle que ce dernier naturaliste l'a décrite; mes observations sur ce point diffèrent surtout de celles de Metschnikoff et de Kovalewsky. J'ai également reconnu que chez les Botrylles, la vésicule endodermique primitive envoie deux diverticules postérieurs analogues à ceux que V. Beneden a trouvés le premier chez les *Pérophores* et les *Clavelines* et qui forment chez ces Ascidies la cloison médiane du stolon (*tube épicardique de V. Beneden*).

Dans l'étude qui va suivre du développement du bourgeon, je ferai l'exposé des divers stades que j'ai étudiés, tels que me les ont donnés mes séries de coupes et sans m'occuper des résultats auxquels sont arrivés mes devanciers ; puis, dans un résumé spécial pour chaque organe, je comparerai ces résultats avec les miens (Ch. IV) ; c'est le seul moyen d'éviter des redites inutiles.

J'ai débité en coupes minces un grand nombre d'ascidiozoïdes de différentes espèces de Botrylles et de Botrylloïdes ; les processus ne diffèrent pas d'une espèce à l'autre, ainsi que j'ai pu m'en convaincre, que ces espèces soient à cormus épais (g. *Polycyclus* de Lamarck, de Drasche et d'Herdmann)

ou à cormus minces (g. *Botryllus* proprement dit des mêmes auteurs). Ce sont surtout le *B. Violaceus*, (M. Edw.), le *B. Smaragdus* (M. Edw.), *B. Schlosseri* (Savigny) et *B. Aurolineatus* que je décrirai.

Le plus sûr moyen d'obtenir les divers stades du développement, c'est de se procurer des cormus à diverses époques de l'année, sans quoi on s'expose à ne couper souvent que des bourgeons qui sont tous sensiblement du même âge et à perdre ainsi un temps considérable pour la confection des coupes.

Les jeunes blastozoïdes sont toujours plus ou moins inclinés au sein de la tunique commune qui les recouvre et leur orientation sous le microtome est par conséquent impossible; d'autre part, l'extraction des ascidiozoïdes ne peut s'effectuer sans déchirures et sans amener au moins la rupture des tubes vasculaires qui les mettent en communication.

Aussi est-il de toute nécessité de couper des fragments entiers de cormus, en laissant les ascidiozoïdes en place. Les uns sont coupés perpendiculairement et d'autres tangentiellement à la surface, de sorte qu'on obtient des coupes de bourgeons dirigées dans un grand nombre de sens. Le travail de reconstitution et d'interprétation de ces diverses coupes est évidemment plus long et plus pénible. Mais on conçoit, qu'en revanche, l'examen successif de coupes longitudinales, transversales et plus ou moins obliques fournies par un même organe fortifie singulièrement l'opinion à laquelle il convient de s'arrêter sur son évolution.

Premier stade.

(Pl. I, fig. 6; Pl. III, fig. 40; Pl. V, fig. 71; Pl. VII, fig. 2 (B^4) et Pl. VIII, fig. 65 (B^6).)

La figure 40 (Pl. III) représente la coupe d'un jeune blastozoïde de *Botryllus Smaragdus* (M.-Edw.) encore enfoui dans la tunique commune et dont les fentes branchiales ne sont encore indiquées que par de simples épaississements.

La coupe passe par la partie antérieure du corps, perpendiculairement au grand axe, c'est-à-dire à la ligne qui joint les deux futures ouvertures qui ne sont pas encore complètes le chez jeune blastozoïde considéré ici. La figure 40 représente donc, au centre, la coupe de la cavité branchiale ; à droite et à gauche, celle des deux portions de la cavité péribranchiale.

Les parois de celle-ci portent latéralement un épaississement considérable, formé néanmoins par une seule couche de cellules et qui fait légèrement saillie vers l'extérieur, en repoussant l'ectoderme : chaque épaississement est le premier rudiment d'un nouveau blastozoïde.

On voit un rudiment semblable sur la figure 71 (Pl. V) qui représente une jeune larve de *B. Violaceus* encore enfermée dans l'organisme maternel, et chez laquelle les premières rangées de fentes branchiales ont fait leur apparition. C'est ce que montrent également les jeunes bourgeons B^4 (Pl. VII, fig. 62) et B^6 (Pl. VIII, fig. 65).

A mesure que le bourgeon et la larve grandissent, chacun des épaississements de la membrane péribranchiale s'avance de plus en plus vers l'extérieur, devient un diverticule pyriforme qui se coiffe de l'ectoderme maternel et qui reste relié à la membrane péribranchiale qui l'a produit par une pédicule étroit (*Pd*, fig. 6).

Le blastozoïde dont la coupe est représentée figure 40, et les blastozoïdes B^3 (Pl. VII, fig. 62) et B^5 (Pl. VIII, fig. 65), bien qu'encore extrêmement réduits et toujours recouverts par la tunique commune, portent donc déjà chacun deux bourgeons rudimentaires, l'un à droite et l'autre à gauche, constitués chacun par un simple diverticule de la membrane péribranchiale et par conséquent d'origine endodermique comme nous le verrons dans la suite. Ce diverticule constitue la vésicule endodermique primitive du nouveau bourgeon ; elle est recouverte par l'ectoderme maternel qu'elle a repoussé devant elle et communique encore avec la cavité péribranchiale du parent par un pédicule creux (*pd*, fig. 62 et 63).

Deuxième stade.

(Pl. I, fig. 1 à 6.)

La vésicule endodermique primitive du jeune bourgeon porte deux faibles sillons latéraux qui commencent à la diviser en trois, et elle est encore reliée à la membrane péribranchiale maternelle par son pédicule creux. Par la plus grande complication de sa cavité interne et les modifications de son ectoderme, ce blastozoïde s'annonce comme un peu plus âgé que le précédent.

Ce stade est des plus instructifs parce qu'il nous fait assister à l'origine de quatre organes de la plus haute importance. On y observe :

1° L'origine du cœur, qui n'a jamais été étudiée chez les Botryllidés par aucun des naturalistes qui se sont occupés des Ascidies composées ;

2° L'origine de cet organe encore énigmatique qui a reçu plusieurs dénominations différentes; tubercule antérieur (Savigny), organe olfactif (Hancok, Fol, etc.), glande hypophysaire (Julin), organe dorsal (Herdmann), organe vibratile, etc.

3° L'apparition d'une bande mésodermique ;

4° Enfin, on y observe l'ébauche des glandes génitales.

Ce stade mérite donc d'être décrit avec quelques détails.

Les figures 1 à 6, Pl. I, représentent six coupes d'une série fournie par un blastozoïde de *B. violaceus* ; les trois premières intéressent la partie terminale et antérieure du bourgeon, celle qui est diamétralement opposée au pédicule endodermique; les trois dernières (4, 5 et 6) passent vers la base de ce pédicule, qui est sectionné perpendiculairement à sa longueur.

Les plus petits blastozoïdes B^5 du cormus de la figure 65 (Pl. VIII) sont à peu près de cet âge, de même que les blastozoïdes B^4 de la figure 63 (Pl. VII) et B^5 de la figure 64 (Pl. VIII).

1° *Cavité branchiale et cavité péribranchiale.* — La vésicule endodermique primitive, tout en augmentant de volume, a commencé à se diviser en trois cavités secondaires, une médiane *Vb* et deux latérales *cp*, au moyen de deux sillons latéraux. Les deux culs-de-sac latéraux, isolés sur les coupes fournies par la partie la plus extérieure du bourgeon (Pl. I, (fig. 1), ne sont pas complètement séparés de la vésicule médiane dans laquelle ils s'ouvrent encore largement, ainsi que le montrent les figures 2, 3, 4, qui représentent trois coupes successives du bourgeon.

Ces deux cavités latérales sont destinées à la production de la cavité péribranchiale.

La cavité centrale restante donnera le sac branchial par sa portion antérieure, de sorte que nous pouvons dès maintenant lui appliquer la dénomination de *vésicule branchiale primitive*.

Dans le voisinage du pédicule endodermique qui relie le jeune bourgeon au parent (*Pd*, fig. 6), cette cavité se rétrécit considérablement et la coupe (fig. 6) présente les deux culs-de-sac postérieurs des diverticules latéraux accolés à un autre, central qui n'est que l'extrémité postérieure de la vésicule branchiale.

Il n'y a pas encore d'ébauche nette du tube digestif.

Le petit diverticule *Pd* que présente la vésicule centrale sur la figure 6, n'est autre chose que la coupe du pédicule endodermique qui relie encore la vésicule branchiale du jeune bourgeon à la membrane péribranchiale du parent. La figure 7 montre la section de ce même pédicule.

L'ectoderme maternel se continue sans interruption tout autour du jeune blastozoïde, (fig. 6), il en résulte que celui-ci est en relation avec le parent à la fois par son ectoderme et par son endoderme, qui forment ainsi deux pédicules creux emboîtés l'un dans l'autre. C'est entre ces deux petits tubes que passent les corpuscules sanguins qui se rendent du blastozoïde progéniteur chez le jeune bourgeon pour le nourrir.

Enfin, il n'est pas sans intérêt de remarquer que la cavité

centrale du jeune bourgeon ne se trouve plus dans l'axe du pédicule endodermique, comme elle s'y trouvait au stade précédent. Tout en s'agrandissant, cette cavité, d'abord simple prolongement de celle du pédicule, a fait un coude avec celui-ci : c'est ce qui ressort clairement de la comparaison des figures 2 et 6.

Metschnikoff et, après lui, Della Valle ont dit que la vésicule primitive se divisait secondairement en trois par deux invaginations. Les phénomènes sont en réalité un peu plus complexes.

Les figures 1, 2 et 3, Pl. I, montrent bien les deux invaginations dont ont parlé ces deux naturalistes et qui se trouvent à la partie antérieure.

Mais d'autre part, la figure 6, qui représente une coupe de la partie postérieure du bourgeon, montre aussi deux diverticules latéraux *Ep.* de la vésicule centrale, diverticules qui ne s'observent pas dans la région moyenne du blastozoïde (fig. 5) et qui se séparent, comme les antérieurs, par deux invaginations latérales.

Les invaginations qui sépareront la cavité péribranchiale partent donc en réalité de deux régions diamétralement opposées de la vésicule primitive du jeune bourgeon : deux à la partie antérieure et deux à la partie postérieure ; elles vont à la rencontre l'une de l'autre, de chaque côté, jusqu'à la séparation complète de chaque moitié de la cavité péribranchiale. J'établirai plus loin que les deux petits diverticules latéraux situés dans la partie profonde du bourgeon (fig. 6), produiront la cavité périviscérale, qui se trouve être par conséquent le prolongement postérieur de la cavité péribranchiale.

2° *Organe vibratile ou tube dorsal.* — La figure 3, Pl. I, montre la section d'un petit tube *ov* situé entre l'ectoderme et la paroi de la vésicule médiane et qui va se terminer en cul-de-sac un peu plus avant ; la petite masse cellulaire sous-ectodermique de la figure 2 est précisément la section des parois de ce cul-de-sac.

Ce tube se dirige ensuite vers la partie postérieure et vient s'ouvrir dans la vésicule médiane, du côté dorsal (fig. 4), là où cette vésicule médiane communique largement avec les deux diverticules latéraux.

Ce tube est donc un petit diverticule dorsal de la vésicule endodermique primitive, diverticule encore très court, puisqu'il ne s'observe que sur trois coupes successives au cent cinquantième (Pl. I, fig. 2, 3 et 4) et qui se dirige vers la partie antérieure du bourgeon, sous l'ectoderme. Il importe aussi de remarquer, dès à présent, que ce diverticule naît au niveau même où la vésicule médiane communique largement avec ses deux extroflexions latérales.

Ce diverticule est le premier rudiment de l'organe vibratile, qui, chez l'adulte, s'ouvre, comme on le sait, à la partie antérieure du sac branchial. En attendant que l'étude du développement de ce tube permette d'établir quelle est sa valeur morphologique, je le désignerai soit sous le nom d'organe vibratile rudimentaire, soit, en raison de sa situation, sous le nom de *tube dorsal*, dénomination déjà appliquée par Herdmann au conduit de la glande de l'organe vibratile chez l'adulte.

3° *Péricarde.* — La vésicule centrale ou branchiale se rétrécit considérablement dans la région qui avoisine le pédicule endodermique (fig. 6), et se termine par un cul-de-sac, adjacent au pédicule, dont on voit la section *Per* sur la figure 7.

Ce diverticule profond de la vésicule branchiale est le rudiment du péricarde, ainsi que le montreront les stades ultérieurs.

4° *Bande mésodermique.* — Dans la région qui sera la future face dorsale du blastozoïde, l'ectoderme présente une petite zone *m* tangente aux parois du *tubed orsal* où les cellules sont plus grandes que partout ailleurs. Elles sont sensiblement cubiques, avec un gros noyau, très serrées, tandis que sur le reste de son étendue l'ectoderme est très mince et constitué par de petites cellules fusiformes sur les coupes.

Entre le tube dorsal et cet épaississement ectodermique,

on observe un certain nombre de cellules (fig. 3 et 4) présentant les mêmes caractères que celles de l'épaississement épiblastique et qui font pour ainsi dire corps avec ce dernier. Elles s'étendent de la partie antérieure du blastozoïde (fig. 3) jusqu'à sa partie postérieure, en même temps que leur nombre diminue progressivement. C'est ainsi qu'au niveau de la naissance du tube dorsal, la section montre trois de ces cellules sous-épiblastiques tandis que vers la fente postérieure on n'en voit plus qu'une seule (fig. 5), Ces cellules constituent le rudiment d'une bande mésodermique que nous verrons, aux stades ultérieurs, s'étendre de l'ébauche de l'ouverture branchiale à celle de l'ouverture cloacale. Ce petit cordon sous-épiblastique m'a présenté en un certain point de son trajet une disposition spéciale dont je ne puis me dispenser de dire quelques mots : Dans la partie moyenne de sa longueur, il montre sur sa section quatre cellules qui sont disposées circulairement en laissant entre elles une très légère lumière centrale, de sorte que la fig. 3 présente la section de deux tubes dans la région dorsale : l'un externe, adjacent à l'épiblaste ; l'interne, tangent au précédent, et qui est le tube dorsal.

En raison de sa situation sous l'ectoderme, le long de la ligne médio-dorsale, de sa forme particulière et de son origine épiblastique, j'avais tout d'abord considéré ce petit amas cellulaire creux comme le système nerveux primitif du bourgeon (*71*). Mais l'étude de son évolution ultérieure m'a montré dans la suite qu'il représentait tout simplement les premières cellules mésodermiques du bourgeon. De l'épaississement épiblastique médio-dorsal se détachent, en effet, de petites cellules qui restent d'abord quelque temps au contact de l'épiblaste, où elles forment le petit cordon aplati dont je viens de parler, puis elles se répandent entre le feuillet interne et le feuillet externe du bourgeon, où un grand nombre d'entre elles vont constituer des éléments sexuels.

Je dois dire toutefois que je n'ai jamais observé qu'une seule fois une telle cavité centrale entre les premières cel-

lules mésodermiques, et je ne crois pas qu'il faille attacher la moindre importance à cette disposition ; d'abord cette cavité était extrêmement peu étendue (deux coupes successives), et, à priori, rien ne s'oppose à ce que des cellules se détachant de l'épaississement épiblastique se groupent de façon à laisser une lacune entre elles ; surtout que ces cellules, d'abord intimement réunies sous l'ectoderme, se désagrègent toujours dans la suite pour se répandre entre les deux feuillets du bourgeon. Je ne rappelle d'ailleurs ce fait qu'uniquement pour revenir sur la première interprétation que j'avais cru devoir donner à cet épaississement épiblastique (voir Ch. IV, § 6).

Enfin j'ajouterai que ce dernier se suit sur les coupes presque jusqu'à la base du pédicule endodermique qui relie encore le bourgeon au parent ; mais là il est extrêmement réduit et on n'observe plus qu'une seule cellule mésodermique sur la coupe.

Toutefois il faut remarquer qu'il ne s'étend pas que juste au-dessus du tube dorsal primitif, mais le dépasse considérablement à droite et à gauche. Des portions latérales de cet épaississement se détachent des cellules mésodermiques (fig. 3, 4 et 5) se présentant souvent avec deux prolongements sur les coupes, et qui se répandent entre les deux feuillets.

En dehors de cet épaississement dorsal, l'ectoderme se présente partout avec de petites cellules fusiformes sur les coupes, et de toute sa surface se détachent des cellules qui émigrent dans la tunique cellulosique et vont contribuer au développement de celle-ci.

5° *Glandes génitales.* — Le jeune blastozoïde dont je donne ici la description porte déjà deux glandes génitales, situées l'une à droite, l'autre à gauche. Elles sont très volumineuses relativement à sa taille, puisqu'on les observe sur toutes les coupes successives fournies par ce blastozoïde depuis la troisième jusqu'à la douzième et dernière. Chaque glande se compose de deux parties bien distinctes :

1° De deux ou trois ovules volumineux pourvus chacun d'un gros noyau et quelques cellules folliculaires; ils sont accompagnés par d'autres beaucoup plus petits, mais déjà nettement différenciés.

2° D'un grand nombre de petites cellules encore réparties irrégulièrement autour des ovules précédents, et formant une sorte de calotte autour de la face dorsale et des faces latérales de la masse ovulaire. Le noyau de ces cellules est volumineux et renferme un riche réseau chromatique. De ces cellules, les unes vont se différencier en jeunes ovules; d'autres, en cellules folliculaires qui entoureront ces ovules; enfin, la plus grande partie formera les follicules testiculaires, ainsi que nous le verrons par la suite. Toutes ces petites cellules encore indifférenciées proviennent de la bande mésodermique médio-dorsale produite par l'épaississement épiblastique.

Chaque glande génitale est donc hermaphrodite. Je ne m'étendrai pas davantage pour le moment sur cette question des glandes génitales. Elles jouent un tel rôle dans l'histoire des colonies des Botryllidés, et, d'autre part, le développement des ovules chez les Tuniciers a donné lieu à de si nombreuses discussions, que je leur consacrerai un chapitre spécial (Ch. IX).

Résumé du second stade. — La vésicule endodermique du blastozoïde est encore en relation avec la membrane péribranchiale du parent par un court pédicule ; un second pédicule relie son ectoderme à l'ectoderme maternel.

La vésicule présente six diverticules :

1° Deux diverticules latéraux, en avant, qui formeront la cavité péribranchiale ;

2° Deux autres plus petits, à la partie postérieure, fusionnés avec les précédents dans la région moyenne et dorsale et qui formeront la cavité périviscérale ;

3° Un diverticule situé entre les deux précédents ; c'est le péricarde ;

4° Un petit diverticule dorsal qui s'allonge vers la partie

antérieure du blastozoïde, au-dessous de l'ectoderme et qui représente le premier rudiment de l'organe vibratile.

L'ectoderme présente un épaississement médio-dorsal; de cet épaississement se détachent des cellules qui constituent un cordon aplati sous l'épiblaste, lequel n'est autre chose que la bande mésodermique primitive.

Le jeune bourgeon a deux glandes hermaphrodites : des cellules se détachent de la bande mésodermique et vont accroître la masse cellulaire de ces glandes.

Troisième stade.

(Pl. I, fig. 8, 9, 10, 11, 12, 13.)

Le bourgeon est coupé transversalement de la partie antérieure à la partie postérieure, c'est-à-dire dans le même sens que les précédents, afin de rendre les comparaisons possibles.

Six de ces coupes sont représentées sur la planche I (fig. 8, 9, 10, 11, 12 et 13).

Les cavités péribranchiales et le tube dorsal présentent à ce stade quelques nouvelles particularités intéressantes.

D'abord le pédicule endodermique qui reliait la vésicule interne du jeune bourgeon à la paroi péribranchiale du parent s'est rompu; le pédicule ectodermique seul persiste.

La vésicule branchiale et ses diverticules péribranchiaux sont beaucoup plus développés qu'au stade précédent; leur volume a environ quadruplé. Les diverticules latéraux *cp* se sont isolés de la vésicule médiane dans toute la région antérieure, ainsi que le montrent leurs sections sur les figures 8, 9, 10 et 11.

Mais dans la région moyenne du bourgeon, ces diverticules s'ouvrent encore très largement dans la vésicule médiane *Vb* (fig. 12); celle-ci a considérablement diminué de diamètre et se détache de plus en plus de ses diverticules latéraux, ainsi que l'indique la constriction de ses parois dans la région centrale (fig. 11).

C'est à partir de ce niveau que la partie profonde de la vésicule médiane va se différencier en tube digestif, tandis que toute la partie antérieure, plus dilatée, donnera le sac branchial.

Les deux autres petits culs-de-sac latéraux formés par la partie profonde de la vésicule et dont nous avons parlé au stade précédent (*Ep*, fig. 5), se sont allongés aussi et se trouvent toujours être la continuation des deux diverticules antérieurs (fig. 11 et 12); ils entourent la portion profonde de la vésicule centrale qui va donner le tube digestif, et constituent, par conséquent, la *cavité périviscérale* primitive, qui se trouve être le prolongement de la cavité péribranchiale : nous verrons d'ailleurs que cette disposition se continue chez l'adulte.

Ce qu'il est essentiel de bien remarquer ici, au sujet de la formation de cette cavité périviscérale, c'est qu'à ce stade les deux sillons qui l'isolent de la cavité centrale (fig. 7, 12 et 13) ne s'étendent pas sur toute l'épaisseur du bourgeon, de sa face dorsale à sa face ventrale, et qu'il en résulte une communication entre la cavité centrale et les diverticules latéraux ; tandis que dans la région antérieure, au contraire, les deux sillons s'étendent sur toute l'épaisseur du bourgeon et isolent ainsi dans cette région les deux portions de la cavité péribranchiale (fig. 6, 7, 8 et 9).

La vésicule endodermique, primitivement unique, ne présente donc encore qu'une seule cavité ; mais celle-ci porte un certain nombre de diverticules plus ou moins développés, s'ouvrant tous les uns dans les autres et qui la compliquent singulièrement. Ces diverticules sont exactement les mêmes que ceux que nous avons observés au stade précédent, avec cette différence toutefois qu'ils sont beaucoup plus développés et qu'il y en a un de moins, le péricarde, qui est déjà isolé.

En effet, l'étude de la série complète des coupes fournies par le blastozoïde, montre que, dans la partie profonde, le petit diverticule du fond de la vésicule primitive (*Per*, fig. 7,)

s'est séparé totalement de cette dernière et forme un petit tube fermé *Per*, situé à la partie ventrale et qui s'observe sur les trois dernières coupes de la série.

Ce petit tube est le péricarde.

Tube dorsal ou organe vibratile. — Il a encore la forme d'un tube aveugle à la partie antérieure et ouvert dans la cavité endodermique du côté postérieur.

Au stade précédent, on a vu ce diverticule naître au niveau où s'opère la fusion de la cavité péribranchiale et de la cavité branchiale, son ouverture un peu à gauche.

Dans le bourgeon un peu plus âgé que nous étudions ici, les deux vésicules péribranchiales étant beaucoup plus développées, c'est nettement dans la partie gauche de la future cavité péribranchiale que le tube vient s'ouvrir (*ov*, fig. 10); de sorte qu'il se présente comme un diverticule non plus de la vésicule endodermique primitive, mais bien de la cavité péribranchiale.

Cette nouvelle disposition résulte tout simplement de ce que les deux sillons latéraux sont venus passer juste audessous de l'ouverture du tube dorsal et l'ont isolée de la vésicule centrale, à laquelle elle appartenait tout d'abord.

Toutefois ce tube n'est pas encore complètement indépendant de la vésicule endodermique qui lui a donné naissance; dans la région moyenne de celle-ci, on voit, en effet, les deux portions de la cavité péribranchiale s'ouvrir l'une dans l'autre d'abord (fig. 12), puis dans la vésicule médiane; de sorte que si l'embouchure du tube dorsal a changé un peu de place par suite des progrès du développement, il n'en est pas moins vrai qu'à ce moment encore il communique avec la vésicule médiane et par suite avec tous les autres diverticules primitifs, excepté avec le péricarde qui en est maintenant complètement séparé.

Outre cette modification que présente le tube dorsal du côté de sa partie postérieure, il faut noter son allongement considérable vers la partie antérieure du blastozoïde. On l'observe maintenant sur sept coupes successives (*ov*, fig. 9,

10, 11), tandis qu'au stade précédent il ne s'étendait que sur trois.

Partout on le trouve compris entre les parois de la vésicule branchiale d'une part et l'épiblaste de l'autre. A la partie antérieure, il se termine en un cul-de-sac dont les parois refoulent légèrement celles du sac branchial (fig. 9), mais il n'y a pas de communication entre celui-ci et le tube : leurs parois ne sont qu'intimement accolées, et, à leur point de contact, la paroi branchiale ne fait que s'infléchir légèrement en dedans.

Plaque mésodermique. — A peine ébauchée au stade précédent, elle pris maintenant un développement beaucoup plus considérable et s'étend toujours, sous forme d'un cordon aplati, au-dessus du tube dorsal, le long de la ligne médio-dorsale.

Cette plaque mésodermique s'effile vers sa partie postérieure, où sa section présente des cellules de moins en moins nombreuses. Je l'ai suivie jusqu'au moment où elle ne présente plus qu'une seule cellule sous-épiblastique (*m*, fig. 11 et 12). C'est dans cette région que va s'ébaucher l'ouverture cloacale.

L'épaississement épiblastique qui engendre la plaque mésodermique est toujours très considérable et ces deux parties se montrent en connexion intime. De nombreuses cellules se détachent de la plaque pour aller se répandre entre les deux feuillets ou s'ajouter à la masses cellulaire des glandes hermaphrodites.

Ce qu'il faut noter aussi, c'est l'indépendance qui existe entre le tube dorsal et la plaque mésodermique située au-dessus; entre ces deux organes, il n'y a que des rapports de voisinage; ils ne présentent aucune connexion l'un avec l'autre.

Enfin je ferai remarquer également que les parois du tube dorsal ne prolifèrent pas pour engendrer des cellules qui s'en détacheraient pour aller constituer le système nerveux. Telle n'est cependant pas l'opinion admise jusqu'ici.

Chez le Pyrosome, par exemple, Joliet a vu une proliféra-

tion des parois du tube dorsal engendrer la masse cellulaire du futur ganglion. Cette manière de voir est également celle de Lahille et de plusieurs autres naturalistes, je reviendrai sur ce point dans la suite (ch. IV, § 6).

Résumé du troisième stade. — 1° Le blastozoïde n'est plus relié à l'individu progéniteur que par son pédicule ectodermique.

2° Le péricarde est complètement détaché de la partie profonde de la vésicule endodermique primitive.

3° Les sillons qui séparent les deux moitiés de la future cavité péribranchiale se sont considérablement développés (fig. 8, 9, 10). Néanmoins les deux sacs péribranchiaux s'ouvrent encore dans la vésicule primitive, au niveau de la région moyenne du bourgeon. Dans cette région moyenne viennent également s'ouvrir les deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive qui doivent constituer la cavité périviscérale.

4° Le tube dorsal se termine toujours en cul-de-sac, à la partie antérieure du jeune bourgeon et au contact de la vésicule branchiale. A sa partie postérieure, il continue de s'ouvrir dans la vésicule endodermique primitive, là où il a pris naissance ; mais son ouverture, par suite du développement des sillons latéraux, se trouve être un peu à gauche et juste au niveau où les deux sacs péribranchiaux s'ouvrent dans la cavité primitive.

5° Enfin, de la plaque mésodermique sous-jacente à l'épiblaste, se détachent de nombreuses cellules qui se répandent entre les deux feuillets ou vont s'ajouter à la masse cellulaire.

Quatrième stade.

(Pl. II, fig. 14 à 27.)

Le bourgeon est un peu plus âgé que le précédent. Il a fourni 30 coupes au 150°. Elles sont dirigées transversalement, de la partie antérieure à la partie postérieure, comme

celles des stades précédents. Ce stade m'a révélé une particularité des plus importantes de l'histoire du tube dorsal que nous avons vu se former aux dépens de la vésicule primitive et se porter vers la région antérieure du bourgeon.

La coupe que représente la figure 17 pl. II passe par la partie antérieure du bourgeon et montre à ce niveau la section des deux vésicules péribranchiales *cp* complètement distincte de la vésicule branchiale. Les deux premières présentent un épaississement notable de leur paroi externe, mais cela tient tout simplement à ce que ces parois ont été coupées un peu obliquement, et il n'y a pas d'importance à attacher à ce fait.

Les quelques épaississements de la paroi de la vésicule médiane situés précisément en face d'épaississements analogues de la membrane péribranchiale interne (fig. 16, 17 et 18) sont plus importants à noter : ce sont les premiers indices des futures fentes branchiales.

1° *Endostyle.* — Sur le diamètre perpendiculaire à celui qui passe par les deux vésicules péribranchiales, la cavité centrale porte un épaississement médian très accusé et creusé d'un léger sillon (*End*, fig. 17 et 18). La face sur laquelle il s'étend est la face ventrale du blastozoïde ; il commence tout à fait à sa partie antérieure et ne se termine qu'à l'endroit où la vésicule centrale subit une forte constriction, c'est-à-dire là où cette vésicule se différenciera pour engendrer le tube digestif. Ce sillon et l'épaississement qui le limite sont les rudiments de l'endostyle. Mais il est à remarquer que ses cellules ressemblent encore aux voisines, si ce n'est qu'elles sont un peu plus longues.

2° *Organe dorsal.* — Diamètralement opposé à ce sillon (fig. 17), s'en trouve un autre *ov* qui lui ressemble tellement qu'à l'examen seul de cette figure 17 il serait impossible de distinguer lequel des deux est le sillon endostylaire. Mais la coupe suivante (fig. 18) montre que ce second sillon n'est autre chose que la coupe tangentielle d'un conduit très visible également sur les figures 19, 20, 21, 22 et 23, et qui

s'ouvre dans la vésicule branchiale, à sa partie antérieure, tout à l'opposé de l'endostyle. En suivant ce tube dans sa région postérieure, on le voit s'étendre sous l'ectoderme le long de la ligne médio-dorsale du bourgeon et finalement déboucher dans la cavité unique où s'ouvrent les deux sacs péribranchiaux (future cavité cloacale) (fig. 14 et 15). C'est le tube dorsal ou tube de l'organe vibratile.

Ce tube, que nous avons vu partir de la vésicule centrale aux deux stades précédents, s'est donc peu à peu allongé vers la partie antérieure ; au second stade, il s'observait sur trois coupes ; au troisième stade sur sept ; maintenant, au lieu de se terminer en cul-de-sac, il s'ouvre dans la vésicule centrale, tout près de l'ouverture branchiale qui s'ébauche, après s'être montré sur huit coupes successives de cette série, qui en comprend trente pour tout le blastozoïde. La figure 17 montre l'ouverture antérieure de ce conduit ; les figures 18, 19, 20, 21, 22 sa section transversale, et la figure 23, son ouverture postérieure dans la cavité cloacale. C'est à ce niveau que le tube a pris naissance comme on le sait, et il est à remarquer qu'il a subi ici un étranglement assez considérable, car son embouchure est très réduite, comparativement à ce qu'elle était aux stades précédents.

Si étonnante que m'ait paru d'abord cette disposition du tube dorsal, avec sa double communication, j'ai dû me rendre à l'évidence : j'ai multiplié les coupes de bourgeons à ce stade et aux stades précédents ; je me suis adressé à diverses espèces de Botrylles (*B. violaceus*, *B. Smaragdus*, *B. Schlosseri*) et de *Botrylloïdes*, et chez toutes ces espèces j'ai pu observer le stade *où le tube dorsal s'ouvre*, d'une part, *à la partie antérieure de la vésicule branchiale*, et, d'autre part, *au fond de la cavité péribranchiale*, là où les deux moitiés de cette cavité s'ouvrent l'une dans l'autre (fig. 23) pour se continuer par la future *cavité cloacale* (Voir 5°). La même disposition se retrouve chez les larves (Voir Ch. III).

3° *Ouverture branchiale*. — Tout à fait à sa partie antérieure et du côté dorsal, la paroi de la vésicule branchiale

présente un épaississement *Ob* qui s'évagine légèrement à l'extérieur; c'est l'ouverture branchiale en voie de formation ; cette extroflexion ressemble tout à fait, sur la coupe, à celle qui lui est diamétralement opposée et qui constitue le rudiment de l'endostyle.

Autour de cet épaississement dorsal se trouvent de nombreuses cellules mésodermiques qui donneront les muscles qui entourent l'ouverture branchiale chez l'adulte. Il est à remarquer que, contrairement à ce qui se passe chez la larve, l'ectoderme n'envoie aucun diverticule, ne forme aucune invagination, si légère qu'elle soit, qui aille à la rencontre de l'extroflexion endodermique pour contribuer à la formation de l'ouverture. Il en est de même pour l'ouverture cloacale, dont nous parlons plus loin.

4° *Cavité branchiale et cavité péribranchiale.* — La cavité branchiale *Vb* est extrêmement développée dans la partie antérieure du bourgeon, et dans toute cette région elle se montre complètement distincte des deux portions *cp* de la future cavité péribranchiale. Toutefois celle-ci n'est pas complètement isolée du futur sac branchial. Dans la partie moyenne du blastozoïde, en effet, les deux sillons qui doivent la séparer ne s'étendent pas sur toute l'épaisseur du bourgeon (fig. 23, 24, 25 et 26) ; ils s'arrêtent à une certaine distance de la face dorsale, de sorte que les deux portions de la cavité péribranchiale s'ouvrent l'une dans l'autre (fig. 23). A ce même niveau, la vésicule branchiale dont le diamètre a considérablement diminué pour engendrer l'œsophage, s'ouvre aussi dans la cavité péribranchiale unique (fig. 26). La séparation de ces diverses parties n'est donc pas encore complète. Toutefois la communication est extrêmement réduite à ce stade; sur les trente coupes fournies par le blastozoïde, elle ne s'observe plus que sur deux (coupe de la fig. 26 et la suivante). Mais si faible qu'elle soit, il n'en est pas moins vrai qu'à ce stade encore le blastozoïde est constitué essentiellement par une cavité unique, dilatée à sa partie antérieure, fortement rétrécie dans sa partie moyenne et envoyant, d'une part,

deux énormes diverticules latéraux dans la région antérieure du blastozoïde (future cavité péribranchiale), et d'autre part, deux diverticules allongés postérieurement (future cavité périviscérale).

5° *Tube digestif et cavité périviscérale.* — Au point où la vésicule centrale diminue considérablement de diamètre et s'ouvre dans la cavité péribranchiale ses parois deviennent beaucoup plus épaisses : c'est le commencement de la différenciation du tube digestif, toute la portion antérieure dilatée devant être la chambre branchiale. Ce tube digestif s'étend déjà très loin vers la partie profonde ; dans sa partie moyenne (fig. 27), il se montre plus volumineux et à parois plus épaisses : ce renflement est le futur estomac.

Ce tube digestif embryonnaire commence même à se recourber vers la partie dorsale (fig. 27) et du côté gauche, son développement est donc relativement considérable, il accuse déjà l'orientation qu'il aura chez l'adulte ; et cependant, particularité importante, il n'est pas encore complètement indépendant ; ainsi que nous l'avons vu plus haut, la figure 23 montre la communication qu'il possède encore avec les deux diverticules péribranchiaux de la vésicule primitive. Mais cette communication, extrêmement réduite (deux coupes successives), va se restreindre de plus en plus, jusqu'au moment où le tube digestif se sera complètement isolé de ces cavités latérales, et se montrera seulement comme le simple prolongement postérieur de la vésicule branchiale, sans aucune relation avec les diverticules latéraux. Toutefois, il faut se rappeler qu'il n'y a pas seulement deux sillons qui s'avancent profondément de la partie antérieure vers la région moyenne du bourgeon et isolent peu à peu la vésicule médiane (future cavité branchiale) des deux vésicules latérales, qui formeront dans la suite la cavité péribranchiale. En même temps que ces deux sillons antérieurs, qu'ont signalés Metschnikoff et Della Valle, nous avons vu aux stades précédents qu'il y en a deux autres, plus petits, dans la région postérieure du jeune bourgeon. S'étendant peu à peu de

l'extrémité postérieure vers la région moyenne, on voit nettement, à ce stade, que de leur côté ils divisent la portion terminale de la vésicule primitive en trois parties : deux latérales *Ep* et une centrale *Cd*, qui se trouve dans le prolongement de la cavité branchiale et qui constitue le tube digestif embryonnaire.

D'où il résulte que le sac branchial et le tube digestif se développent *simultanément*, l'un aux dépens de la partie antérieure, l'autre aux dépens de la partie postérieure de la vésicule primitive. Les *sillons* antérieurs et les sillons postérieurs ont gagné peu à peu la région moyenne de la vésicule primitive, mais toutefois sans se joindre, de sorte qu'il existe à ce niveau une portion encore indivise, dans laquelle s'ouvrent à la fois la vésicule branchiale et le tube digestif, les diverticules péribranchiaux et les diverticules postérieurs. *Cette région indivise deviendra la cavité cloacale.*

Quant aux deux diverticules postérieurs, ils peuvent être considérés comme un prolongement du cloaque ; mais comme les parois internes de ces diverticules s'accolent au tube digestif, se moulent à la manière d'un véritable péritoine sur les courbures qu'il commence à présenter, tandis que leur paroi externe est repoussée vers l'ectoderme, ces diverticules méritent bien la qualification de *diverticules périviscéraux* que je leur ai appliquée plus haut. Nous verrons plus loin quelle est leur véritable signification (ch. IV, § 5).

Rappelons en outre que la formation de cette cavité périviscérale n'est pas secondaire et qu'elle s'est annoncée, dès le début, par deux petits diverticules postérieurs de la vésicule primitive, en même temps que les diverticules antérieurs correspondants qui engendreront la cavité péribranchiale.

L'ébauche de l'ouverture cloacale s'observe aussi à ce stade (*Oc*, fig. 25).

La paroi dorsale de la future cavité cloacale présente ici un épaississement qui s'évagine vers l'extérieur, allant se mettre en contact avec l'ectoderme. Des cellules mésoder-

miques sont disposées tout autour de cette ébauche ; elles donneront les nombreux muscles cutanés de l'ouverture cloacale de l'adulte.

Remarquons qu'il n'y a aucune invagination de l'ectoderme correspondant à l'extroflexion de la paroi cloacale et que, jusqu'à présent, l'ectoderme n'a par conséquent pris aucune part à la formation de l'ébauche de l'ouverture cloacale. L'ensemble des coupes de ce bourgeon (fig. 15 à fig. 25) montre que la bande mésodermique d'où se détachent de nombreuses cellules s'étend essentiellement de l'ébauche de l'ouverture cloacale à celle de l'ouverture branchiale.

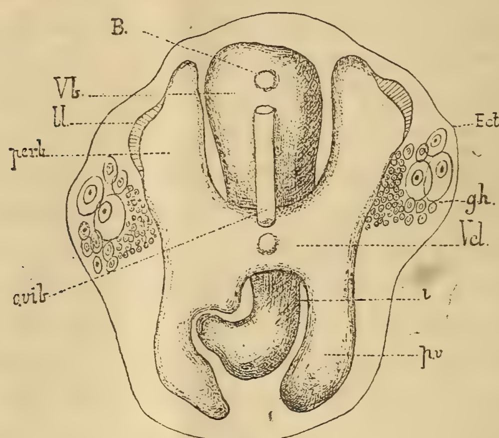


Fig. schématique d'un bourgeon de *B. violaceus* au stade IV, vu par la face dorsale. — *Vb*, sac branchial qui se continue postérieurement par le tube digestif *i* ; — B, future ouverture branchiale ; — *per.b*, diverticules péribranchiaux à droite et à gauche, qui entoureront le sac branchial ; — *pv*, diverticules périviscéraux ou épicardiques qui s'étendront autour du tube digestif : — *Vcl*, future cavité cloacale qui s'ouvre encore dans le sac médian par sa région ventrale ; — *o.vib*, tube de l'organe dorsal ouvert dans le cloaque et le sac branchial au 4e stade ; *Ect*, ectoderme ; — *gh*, glandes génitales ; — *bl*, rudiments de deux nouveaux blastozoïdes.

6° *Péricarde*. — Le péricarde se présente toujours sous la forme d'un tube simple, fermé à ses deux bouts, et situé à la face ventrale du bourgeon, sur les côtés du tube digestif rudimentaire.

Ce tube, d'abord situé très profondément du côté posté-

rieur du bourgeon, se développe progressivement vers la partie antérieure, et, au stade actuel, il s'étend sur neuf coupes successives de la série, sur lesquelles il se montre sectionné à peu près transversalement (*Per*, fig. 23 à 26).

7° *Système nerveux*. — Le système nerveux se montre pour la première fois très nettement à ce stade. C'est un petit cordon *gn* situé entre le tube dorsal et la paroi de la vésicule branchiale. Il se montre adjacent au tube dorsal et s'étend parallèlement à celui-ci jusqu'à l'endroit où ce tube débouche dans la cavité cloacale. Il se continue ensuite, sous forme d'un cordon de plus en plus réduit, entre la paroi interne de la cavité cloacale et la paroi dorsale de la vésicule médiane ; il finit bientôt par n'être plus reconnaissable sur les coupes, en raison de sa finesse, et il ne m'a pas été possible de voir jusqu'où il s'étendait postérieurement.

Bien que ce cordon nerveux soit adjacent au tube dorsal, il ne m'a pas paru qu'il fût dû à la prolifération des parois de ce dernier, d'autant plus qu'il se continue en arrière bien au delà de l'extrémité du tube dorsal.

Résumé du quatrième stade. — 1° La vésicule centrale est très développée dans toute la moitié antérieure du bourgeon où elle porte déjà, dans sa région ventrale, les traces de l'endostyle rudimentaire, sous forme d'un léger sillon à parois épaisses.

2° La vésicule médiane est accompagnée de deux sacs péribranchiaux, l'un droit, l'autre gauche, bien distincts l'un de l'autre dans la région antérieure du blastozoïde, mais s'ouvrant l'un dans l'autre par leur région dorsale, dans la région moyenne du bourgeon, juste au niveau où la vésicule médiane elle-même diminue considérablement de diamètre pour constituer dorénavant le tube digestif.

Ces deux sacs latéraux, fusionnés dans la région dorsale, sont en continuité avec les deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive, qui se développent tout autour du tube digestif et constituent la *cavité périviscérale*.

3° Dans la région moyenne du bourgeon, il existe une por-

tion encore indivise dans laquelle s'ouvrent les sacs péribranchiaux et périviscéraux, la future chambre branchiale et le tube digestif embryonnaire : c'est la future *cavité cloacale*.

4° Le tube digestif, bien que déjà considérablement allongé, n'est pas encore complètement distinct des diverticules latéraux ; il s'ouvre encore dans la cavité commune à la vésicule branchiale et à ses divers diverticules (sacs péribranchiaux et sacs périviscéraux) (fig. 23 et fig. 26).

5° L'ouverture branchiale et l'ouverture cloacale s'annoncent comme de simples extroflexions de la paroi endodermique épaissie, sans participation de l'ectoderme.

6° Par suite du plus grand développement des deux sillons latéraux, le tube dorsal (organe vibratile) s'ouvre postérieurement au fond de la cavité cloacale, juste au niveau où les deux portions de la cavité péribranchiale se fusionnent ensemble et avec la vésicule centrale, tout près de l'ébauche de l'ouverture cloacale.

Ce tube dorsal s'étend ensuite sur la face dorsale de la vésicule branchiale jusqu'à la partie antérieure du blastozoïde, et vient s'ouvrir dans cette vésicule tout au voisinage de l'ébauche de l'ouverture branchiale, tandis qu'au stade précédent, comme on le sait, il se terminait antérieurement en un cul-de-sac. Sa longueur est le tiers environ de celle du blastozoïde.

7° Le péricarde, sous forme d'un tube cylindrique fermé à ses deux bouts, se montre à la face ventrale du bourgeon, aux côtés du tube digestif ; sa longueur est celle du tiers du blastozoïde.

8° Le système nerveux se présente sous la forme d'un cordon plein, adjacent à la face inférieure du tube dorsal et étendu postérieurement au delà de celui-ci ; il s'effile peu à peu, de sorte qu'il n'est pas possible de le suivre jusqu'à son extrémité.

Cinquième stade.

(Pl. III, fig. 29 à 41.)

Ce stade présente sur les précédents des modifications importantes : le tube dorsal acquiert la disposition générale qu'on lui trouve chez l'adulte ; le cordon nerveux présente un développement considérable et continue à se montrer dans la position qu'il occupe chez les blastozoïdes âgés ; les parois du sac branchial présentent des rangées d'épaississements correspondant aux futures fentes branchiales ; enfin, le tube digestif est complètement isolé des sacs latéraux et ne se montre plus que comme le prolongement postérieur de la vésicule branchiale ; tels sont les différents points que nous avons à examiner successivement.

Les bourgeons B^3 (f. 62) et B^5 (f. 65) appartiennent à ce stade. Les figures 29 à 40 représentent douze coupes successives de la partie antérieure d'un jeune blastozoïde et sont destinées à montrer la disposition du tube dorsal et du système nerveux à ce stade.

1° *Tube dorsal.* — La figure 30 montre ce tube *ov* s'ouvrant dans la partie antérieure de la cavité branchiale, comme au stade précédent, près de l'ouverture branchiale qui n'est pas encore complète.

Il s'étend ensuite sous l'ectoderme, contre lequel il est presque accolé en certains points. Mais, tandis qu'au stade précédent il s'ouvrait postérieurement dans la future cavité cloacale à l'endroit même où les deux sacs latéraux venaient se fusionner, *il se termine maintenant en cul-de-sac* dans cette même région où les deux sacs latéraux se réunissent par leur partie dorsale, tout près de la future ouverture cloacale (*ov*, fig. 37). Les relations du tube dorsal avec les deux sacs péribranchiaux n'ont donc pas subi d'autres variations que l'oblitération postérieure du tube.

C'est par le fond de ce tube qu'est passé le rasoir dans la coupe que représente la figure 37. Désormais fermé à sa

partie postérieure et ouvert antérieurement dans la cavité branchiale, il se présente dès lors comme un diverticule de la partie antérieure de la vésicule branchiale. C'est la signification que lui donnerait infailliblement tout observateur qui n'aurait pas eu sous les yeux les stades précédents et qui, par conséquent, n'aurait pu voir les trois stades successifs par lesquels est passée l'évolution de ce tube, lesquels peuvent jusqu'à présent se résumer ainsi :

1° Un petit diverticule de la vésicule endodermique primitive s'avance vers la région qui sera plus tard la partie antérieure du bourgeon (fig. 2, 3, 4), (2e et 3e stade).

2° Ce tube vient s'ouvrir à la partie antérieure de la vésicule branchiale, tout en conservant son ouverture postérieure, laquelle, par suite du développement des deux sillons latéraux se trouve déboucher dans la future cavité cloacale (fig. 17 à 23, 4e stade).

3° Il s'étrangle complètement au point où il a pris naissance, conserve son ouverture antérieure et se présente dès lors comme un diverticule antérieur de la vésicule branchiale (5e stade).

L'ensemble des figures 30 à 37 montre ce dernier stade avec la plus grande évidence.

La reconstitution d'un organe au moyen de coupes est généralement un travail pénible et délicat, dans lequel les méprises sont faciles, même en y apportant les plus grands soins ; il est par suite indispensable de répéter le même travail sur des séries de coupes pratiquées dans des directions différentes ; il n'est possible de formuler des résultats certains, dans la plupart des cas, qu'après avoir procédé à ces opérations de contrôle.

C'est ainsi que dans le cas présent, parmi les coupes du cormus qui m'ont fourni les figures du blastozoïde que je décris à ce stade, j'ai eu la bonne fortune d'en obtenir une, appartenant à un blastozoïde voisin et du même âge, qui passe à la fois par l'ébauche de l'ouverture branchiale, par celle de l'ouverture cloacale et par toute la longueur

du tube dorsal. C'est cette coupe qui est représentée sur la figure 41 et qui résume, en la contrôlant, la disposition du tube telle que l'a donnée l'ensemble des figures 30 à 37.

2° *Ganglion.* — Le ganglion a acquis un développement relativement considérable, toutefois sa masse n'a encore subi aucune différenciation ; elle est constituée tout entière par de petites cellules très serrées les unes contre les autres et dont les parois ne se distinguent que très faiblement même par l'emploi du bleu de méthylène; les noyaux en revanche sont volumineux et très granuleux (*gn*, fig. 32 à 40).

Comme précédemment il va toujours en s'effilant à sa partie postérieure où il ne présente plus qu'une ou deux cellules très fines (*gn*, fig. 36, 37 et 38) et il finit par ne plus être observable sur les coupes.

Sa partie antérieure se trouve toujours située sous le tube dorsal auquel elle est adjacente. Sa partie postérieure s'étend très au delà du cul-de-sac du tube dorsal. Au niveau où celui-ci prend fin et où les deux sacs péribranchiaux se montrent soudés, le fin cordon nerveux s'étend dès lors entre la paroi intestinale et la membrane cloacale interne (fig. 38 à 40).

La finesse du cordon empêche de le suivre sur les coupes jusqu'à sa partie terminale.

Peut-être se continue-t-il jusque dans le pédicule du bourgeon et n'est-il simplement que le prolongement d'un filet nerveux venant du blastozoïde progéniteur. Car, bien qu'à ce stade encore le cordon nerveux se montre adjacent aux parois du tube dorsal, on ne peut dire qu'il y ait fusion des deux organes, comme on l'observe, par exemple, entre l'épaississement ectodermique et la bande mésodermique qui en dérive, où les différentes cellules ne forment qu'un seul tout. Les parois du tube dorsal et de la masse nerveuse sous-jacente sont accolées, mais leurs limites sont nettes. Je ne considère donc pas le système nerveux comme une production des parois du tube dorsal. Cette conclusion est légitimée non seulement par l'observation directe des coupes, mais encore par la signification qu'il convient d'attribuer à l'or-

gane vibratile. Je renvoie au chapitre IV, § 6, pour l'étude spéciale de cette question.

3° *Cavité branchiale.* — La cavité branchiale n'a pas subi de changements importants depuis le stade précédent ; il n'y a à noter que quelques petits épaississements de ses parois latérales qui vont s'accoler à la membrane péribranchiale interne ; c'est aux points de contact que se formeront les premières fentes branchiales (fig. 40).

La même paroi de la vésicule branchiale présente aussi des plissements internes qui sont les rudiments des languettes internes de la branchie de l'adulte ; Lahille le premier les a observées et les a vues toujours au nombre de trois rangées chez les Botrylles.

Le sillon endostylaire *End* est plus accentué ; les cellules de ses parois sont cylindriques, mais encore dépourvues de cils.

L'extroflexion antérieure *Ob* de la membrane branchiale qui doit donner l'ouverture est également plus accentuée, avec de nombreuses cellules mésodermiques à l'entour, mais il n'y a toujours pas trace d'invagination ectodermique allant à la rencontre de l'extroflexion endodermique.

Cette extroflexion se trouve tout à fait au voisinage et en avant de l'ouverture antérieure du tube dorsal.

L'ébauche de l'ouverture cloacale (*Oc*, fig. 40), se présente exactement avec les mêmes particularités que l'ébauche de l'ouverture antérieure.

4° *Cavité péribranchiale et cavité périviscérale.* — Elles se présentent avec la même disposition générale qu'au stade précédent, je ferai seulement remarquer que la cavité péribranchiale, composée de deux sacs distincts accolés à la vésicule branchiale, ne forme toujours qu'une cavité unique à partir du point où cette vésicule se rétrécit pour constituer le tube digestif et que c'est à cette cavité que nous avons appliqué la dénomination de *cavité cloacale* proprement dite. Elle se continue toujours, jusqu'à la partie postérieure du blastozoïde, par les deux diverticules postérieurs ou *périviscéraux Ep* de la vésicule primitive qui moulent leur paroi in-

terne sur le tube digestif, tandis que l'externe est presque accolée au feuillet ectodermique : à ce moment encore la *cavité périviscérale* n'est donc que le prolongement postérieur de la *cavité cloacale.*

A noter ici également, de chaque côté du blastozoïde, un épaississement *Bl* de la paroi externe de la membrane péribranchiale, qui est le rudiment d'un nouveau blastozoïde.

La figure 40 représente une coupe transversale dirigée un peu obliquement et qui passe par l'ébauche de l'ouverture cloacale et la partie moyenne de la vésicule branchiale ; les deux parois péribranchiales externes présentent chacune l'épaississement par lequel s'annonce tout nouveau blastozoïde.

Or, remarquons que le blastozoïde dont je donne ici le développement est encore de très faible taille, qu'il est enfoui tout entier dans la tunique commune du cormus, sans ouvertures externes, sans fentes branchiales ; sa taille est celle du plus gros des deux blastozoïdes désignés par B^5 à la partie inférieure de la figure 65. La blastogénèse des ascidiozoïdes commence donc de très bonne heure; je me contente pour le moment de signaler cette précocité et je renvoie pour plus de détails au chapitre spécial consacré à la formation des colonies.

5° *Muscles.* — Entre l'ectoderme et la membrane péribranchiale externe, on observe des cellules fusiformes, qui sont nombreuses au voisinage des deux futures ouvertures.

Elles sont réparties sur toute la région dorsale du blastozoïde; les coupes qui sont dirigées de la partie antérieure à la partie postérieure du bourgeon, perpendiculairement à son grand axe, intéressent ces cellules fusiformes selon leur longueur (fig. 30 à 37) et les montrent partant toutes de la région médio-dorsale pour se diriger sur les parois latérales, immédiatement sous l'ectoderme. Il n'est pas rare de trouver sur les coupes plusieurs de ces cellules soudées par leurs prolongements (fig. 34 à 35).

Tous ces éléments allongés se sont détachées de la plaque

mésodermique primitive et donneront naissance aux muscles.

Della Valle a déjà montré que chez les Botrylles les cellules musculaires primitives s'allongent, deviennent fusiformes et conservent leur noyau. Mais il ajoute que la membrane apparaît légèrement striée dans le sens longitudinal. C'est un aspect que je n'ai jamais observé chez les muscles; je les ai toujours vus constitués d'une substance uniforme prenant très bien le bleu de méthylène, et c'est précisément cette absence de striation que je donne comme caractère distinctif des muscles et des nerfs. Ceux-ci se montrent toujours composés d'un petit faisceau de fibrilles extrêmement fines que le bleu de méthylène sépare très nettement.

6° *Tube digestif.* — Au stade précédent, nous avons vu le tube digestif embryonnaire encore en communication avec les diverticules branchiaux et les diverticules périviscéraux de la vésicule primitive, bien que ce tube digestif présentât déjà des parois très épaisses et les traces du futur renflement stomacal (*Cd*, fig. 26). Cette communication n'existe plus maintenant : le sac branchial, très renflé en avant, se continue sans interruption avec le tube digestif, et l'un et l'autre se montrent complètement indépendants des cavités environnantes.

A ce stade, pas plus qu'aux précédents, le tube digestif n'est donc pas constitué de deux parties distinctes qui se réuniraient à un moment donné, comme l'ont cru quelques naturalistes; il se constitue au moyen d'un prolongement unique de la vésicule médiane; Della Valle et Lahille ont déjà fait cette constatation.

Pour ce qui est du processus par lequel le tube digestif s'est complètement isolé de la vésicule branchiale, il n'a jamais été rapporté exactement.

J'ai déjà dit plus haut qu'il n'y avait pas seulement à considérer les deux sillons latéraux antérieurs dont ont parlé Metschnikoff et Della Valle, et j'ai montré que la vésicule primitive présentait aussi deux diverticules latéraux à sa partie postérieure (*Ep*, fig. 6). Or il faut noter que les sillons qui sépa-

rent les diverticules antérieurs sont beaucoup plus étendus que les postérieurs ; ils s'étendent de la partie ventrale à la partie dorsale, c'est-à-dire sur toute l'épaisseur de la vésicule centrale primitive (fig. 16 à 22).

Mais au niveau de la partie moyenne du bourgeon, là où la vésicule médiane se rétrécit pour former l'œsophage, les deux sillons partis de la face ventrale ne s'étendent pas jusqu'à la face dorsale de la vésicule et n'isolent pas complètement celle-ci (fig. 23) : il en résulte précisément la communication qui s'observe momentanément entre la cavité médiane et tous les diverticules latéraux (fig. 26). Puis les deux sillons, à un moment donné, toujours sans atteindre la paroi dorsale, se rejoignent l'un l'autre (fig. 23 à 27) ; ils divisent ainsi la partie moyenne de la vésicule primitive en deux portions : une ventrale, tubulaire, dans le prolongement du sac branchial et qui est la partie œsophagienne du tube digestif ; une autre, dorsale, qui a la forme d'un manchon incomplet autour du tube digestif et où viennent déboucher les diverticules péribranchiaux et les diverticules périviscéraux. C'est donc la formation de ce manchon qui amène la séparation définitive de la région œsophagienne et des diverticules latéraux.

Cette séparation encore incomplète au stade précédent, ainsi que l'indique la figure 26, est achevée maintenant ; les deux sillons se sont rejoints sur toute leur étendue du côté dorsal et la cavité cloacale se présente comme un manchon recourbé, dont la paroi interne recouvre la face dorsale et les faces latérales du tube digestif (fig. page 30).

Les observations de Metschnikoff et de Della Valle sont incomplètes en ce qui concerne ces processus : ils ne parlent que des deux invaginations qui isolent les deux sacs péribranchiaux de la vésicule médiane et ajoutent seulement, sans donner aucune explication, que celle-ci engendre le tube digestif par sa partie postérieure. En outre, la cavité unique dorsale dans laquelle débouchent les deux sacs péribranchiaux ne résulte pas, comme l'a dit Della Valle, d'une

fusion secondaire de ces sacs; c'est tout simplement une portion dorsale de la vésicule primitive que les sillons antérieurs et postérieurs ont respectée, qui est par conséquent restée indivise et qui constituera la cavité cloacale.

L'organe réfringent se montre très bien caractérisé à ce stade; au voisinage du renflement stomacal, le tube digestif envoie un diverticule à parois épaisses qui se subdivise en deux branches, courtes à ce stade et terminées en cul-de-sac. Cet « *organe réfringent* » est donc bien une dépendance du tube digestif et je ne puis que confirmer les vues de Della Valle à ce sujet.

Dans la même région, on observe un second diverticule beaucoup plus court que le précédent : c'est celui qui engendrera la petite ampoule qui s'ouvre dans les replis de la face ventrale de l'estomac (fig. 64) et que Lahille a appelée l'*organe hépatique*.

Résumé.—La vésicule médiane *Vb* est isolée de ses diverticules latéraux sur toute sa longueur. Ses parois, à sa partie antérieure, présentent les épaississements par lesquels débutent les fentes branchiales.

Sa partie postérieure *Cd*, de diamètre beaucoup moindre, est également indépendante de tous les diverticules latéraux et se différencie pour produire les diverses parties du tube digestif : on observe le renflement stomacal et les deux diverticules qui engendreront l'un, « l'organe réfringent », l'autre « l'organe hépatique ».

Les deux sacs péribranchiaux *cp*, isolés l'un de l'autre à la partie antérieure, c'est-à-dire tout autour de la future vésicule branchiale, sont soudés dans la région dorsale au niveau où la vésicule branchiale se rétrécit considérablement pour se différencier en œsophage.

Ils s'ouvrent dans une cavité unique, dorsale, la *cavité cloacale Vcl*, et celle-ci se continue postérieurement par les deux diverticules périviscéraux *Ep*, dont la paroi interne se moule sur le tube digestif.

Le tube dorsal (organe vibratile) continue de s'ouvrir à la

partie antérieure de la vésicule branchiale, tout près de l'ébauche du siphon branchial (*ov*, fig. 30 et fig. 41) ; mais l'ouverture postérieure qu'il possédait primitivement au niveau de la fusion des deux sacs péribranchiaux (fig. 23) s'est oblitérée (fig. 37 et 41) et il se présente dès lors comme un diverticule du sac branchial.

Le système nerveux présente une masse cellulaire volumineuse allongée sous le tube dorsal et qui, s'effilant peu à peu, ne présente bientôt qu'une seule cellule sur les coupes transversales (*gn*, fig. 37) et ne peut être suivi plus loin.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT DES BLASTOZOÏDES CHEZ LE GENRE BOTRYLLOÏDES.

Première apparition des blastozoïdes. — L'étude du développement des bourgeons des Botrylloïdes m'a montré que les processus étaient absolument identiques à ceux des Botrylles; je ne ferai donc qu'exposer très succinctement les stades les plus intéressants pour démontrer l'identité de l'organogénèse dans les deux genres et confirmer les conclusions auxquelles je suis arrivé chez le genre Botrylle. Ce sont principalement mes résultats relatifs à l'origine de l'organe vibratile, des diverses cavités du corps et des organes génitaux qui diffèrent de ceux qui sont admis généralement; l'évolution du cœur n'a jamais été observée. C'est donc pour élucider l'histoire de ces divers points que j'ai entrepris de suivre le développement des bourgeons des Botrylloïdes.

Les espèces que j'ai étudiées sont le *Botrylloïdes rubrum* (M. Edw.), le. *B rotifera* (M. Edw.) et le *B. prostratum* (Giard).

Quand les jeunes bourgeons viennent de constituer leurs différentes cavités (vésicule branchiale, sacs péribranchiaux, sacs périviscéraux), et que ni les différentes parties du

tube digestif ni les fentes branchiales ne se sont encore différenciées, ils commencent déjà à présenter à leur tour les rudiments de deux jeunes blastozoïtes.

Ces rudiments sont des épaississements de la membrane péribranchiale externe; il y en a un à droite et un à gauche. C'est donc à un âge très peu avancé que les blastozoïtes commencent à bourgeonner.

Chaque épaississement grossit peu à peu, en même temps qu'il se renfle vers l'extérieur en repoussant devant lui l'ectoderme.

Un peu plus tard, chaque renflement est devenu une véritable vésicule sphérique faisant hernie sur le côté du blastozoïte progéniteur et toujours reliée par un court pédicule (fig. 72, Pl. IV) à la membrane péribranchiale qui l'a produit. De nombreux corpuscules sanguins, venus du parent, se montrent entre la vésicule endodermique et l'ectoderme maternel qui la recouvre.

Tels sont les premiers processus de la formation des jeunes bourgeons des Botrylloïdes, processus que je ne fais qu'exposer très brièvement, puisqu'ils sont les mêmes que ceux que nous avons vus chez les bourgeons des Botrylles.

Second stade.

(Pl. IV et V, fig. 56 à 61.)

Le bourgeon est encore réduit à sa vésicule primitive endodermique, recouverte par l'ecdoderme; mais cette vésicule est plus complexe qu'au stade précédent et présente un certain nombre de dilatations ou diverticules qui sont les rudiments de plusieurs cavités importantes de l'adulte.

Les figures 56, 57, 58 sont trois coupes successives de la partie la plus antérieure d'un bourgeon de *Botrylloïdes rubrum;* et la figure 59, une coupe de la région moyenne du même bourgeon, parallèle aux trois précédentes.

1° *Cavité péribranchiale.* — La vésicule endodermique pri-

mitive est divisée dans sa région antérieure en trois autres, une médiane *Vb* et deux latérales *cp*, au moyen de deux sillons latéraux (fig. 56 à 58). La portion médiane engendrera le sac branchial, les deux vésicules latérales donneront la cavité péribranchiale.

Il faut remarquer toutefois que les deux diverticules latéraux sont loin d'être complètement isolés de la vésicule centrale ; ils ne s'observent isolés que sur cinq coupes successives de la région antérieure du bourgeon, puis ils s'ouvrent largement dans la vésicule primitive ainsi que le montre la figure 59 (comparez fig. 57, 58 et 59).

Les deux sillons latéraux, étendus de la face dorsale à la face ventrale dans la région antérieure, le sont beaucoup moins dans la région moyenne du bourgeon (fig. 59); ils ne se montrent que sur une très faible étendue à partir de la face ventrale, et la portion de la vésicule primitive qu'ils commencent ainsi à isoler de ce côté (fig. 59) est le premier rudiment du tube digestif.

Tout à fait à la partie postérieure du bourgeon, deux autres sillons s'étendent d'une face à l'autre de la vésicule primitive et isolent par suite deux diverticules postérieurs *Ep*, correspondant aux deux diverticules péribranchiaux. Ces deux diverticules postérieurs rappellent exactement ceux que nous avons trouvés chez les jeunes bourgeons de Botrylles au second stade (fig. 6) ; ils s'allongent de chaque côté de la partie profonde de la vésicule primitive qui donnera le tube digestif et constitueront la future cavité périviscérale.

Ainsi, à ce stade, chez les Botrylloïdes comme chez les Botrylles, il n'existe donc pas seulement deux diverticules antérieurs destinés à former la cavité péribranchiale, mais encore deux petits diverticules postérieurs. Les uns et les autres s'ouvrent encore largement dans la vésicule primitive (fig. 59), dans la région moyenne du bourgeon.

2° *Organe vibratile.* — C'est surtout pour ce qui concerne l'origine de l'organe vibratile que les bourgeons à ce stade sont intéressants.

Dans la région moyenne du bourgeon (fig. 58), la vésicule médiane envoie un diverticule dorsal *ov* situé sous l'ectoderme et qui s'avance vers l'extrémité antérieure du jeune blastozoïde, où il vient se terminer en cul-de-sac, toujours au voisinage immédiat de la vésicule centrale (fig. 56).

Ce diverticule *ov* est encore très court. Il se montre seulement sur quatre coupes successives : la figure 58 montre son ouverture très nette dans le vésicule médiane ; la figure 57 sa section transversale isolée et la figure 56 la section du cul-de-sac qui le termine. Il importe de remarquer que, comme chez les Botrylles, ce diverticule prend naissance dans la région moyenne du bourgeon, au niveau même où la vésicule médiane communique largement avec ses extroflexions latérales (fig. 58 et 59).

Ce diverticule est le premier rudiment de l'organe vibratile, en désignant sous ce terme l'ensemble du pavillon vibratile et de la glande qui lui fait suite chez l'adulte.

3° *Péricarde.* — La vésicule primitive forme un autre petit diverticule *Per* situé à sa face ventrale, du côté postérieur, et qui remonte vers la partie antérieure. Ce diverticule, tout à fait analogue à celui que nous avons vu se détacher de la vésicule primitive chez le bourgeon des Botrylles, est le futur péricarde.

La figure 59, qui est une coupe de la région moyenne du bourgeon, représente la section de la partie la plus antérieure de ce diverticule.

En résumé, à ce stade, on peut dire que la cavité primitive du bourgeon est encore unique, mais qu'elle présente des diverticules déjà très développés, avec lesquels elle communique largement dans la région moyenne. Ces diverticules sont au nombre de six :

1° Deux diverticules latéraux antérieurs (cavité péribranchiale) ;

2° Deux diverticules postérieurs (future cavité périviscérale);

3° Un diverticule dorsal (organe vibratile embryonnaire);

4° Un diverticule postérieur et ventral (péricarde).

Les rapports des deux diverticules antérieurs et des deux diverticules postérieurs avec la vésicule médiane sont très nettement indiqués par la figure 61. C'est une coupe d'un bourgeon du même âge que le précédent et appartenant au même cormus; elle passe à la fois par son extrémité antérieure et son extrémité postérieure, en intéressant également le pédicule ectodermique qui relie le jeune bourgeon au parent. On voit très clairement les deux sillons latéraux antérieurs prendre fin vers la région moyenne de la vésicule primitive; puis, plus postérieurement, deux autres sillons correspondant aux précédents, qui isolent les deux diverticules qui engendreront la cavité périviscérale.

Les deux prolongements médians de la vésicule centrale sont, l'un, le futur sac branchial; l'autre, le postérieur, est le futur tube digestif.

Le pédicule ectodermique est parcouru par des ovules qui émigrent du parent et vont se concentrer à droite et à gauche de la future cavité péribranchiale.

Ces ovules s'ajoutent aux autres cellules sexuelles qui sont engendrées dans le jeune blastozoïde même. (*Voir le chapitre spécial des glandes génitales.*)

Troisième stade.

(Pl. IV, fig. 42 à 55 et Pl. II, fig. 28.)

Le stade où le tube dorsal s'ouvre à la fois dans la cavité branchiale et dans la future cavité cloacale, s'observe chez les Botrylloïdes comme chez les Botrylles, et avec les mêmes caractères généraux.

En raison de l'importance qui s'attache à l'évolution de ce tube dorsal, je représente une série de coupes (fig. 42 à 55) montrant nettement ses relations avec la vésicule branchiale et la cavité cloacale. Ces coupes présentent d'ailleurs une très grande ressemblance avec celles que fournissent les bourgeons des Botrylles du même âge.

Vers la région moyenne du bourgeon (fig. 49 et 50), les deux vésicules latérales *cp* s'ouvrent encore largement dans la cavité centrale, dont elles constituent de larges diverticules.

A ce niveau, aussi, cette cavité médiane diminue de calibre et se continue par un tube plus étroit *Cd* que dans la région antérieure ; ce prolongement représente le futur tube digestif.

A droite et à gauche de ce dernier, se montrent deux cavités (*Ep*, fig. 51 à 54) dont le feuillet interne est presque tangent à la paroi de la cavité entérique et qui entourent celle-ci presque complètement. Ces deux diverticules s'ouvrent l'un dans l'autre dans la région moyenne et dorsale du bourgeon (fig. 49 et 50); ils communiquent également encore dans cette même région avec la vésicule médiane qui n'est pas encore complètement indépendante (fig. 49 et 50). D'autre part, ces deux diverticules postérieurs se montrent, ainsi que l'indique la série des coupes 42 à 50, comme la continuation postérieure des deux diverticules péribranchiaux qui, eux, sont isolés dans toute la partie antérieure du bourgeon.

La vésicule primitive présente en effet :

1° Deux sillons antérieurs étendus de la face ventrale à la face dorsale de cette vésicule et qui ont détaché les deux diverticules péribranchiaux *cp* sur les faces latérales et antérieu-res de cette dernière (fig. 44 à 47) ;

2° Deux sillons postérieurs qui ont séparé les deux diverticules *Ep* qui se montrent isolés sur les coupes 51 à 53 et qui constituent la future cavité périviscérale, mais ces deux sillons ne s'étendent pas d'une face à l'autre de la vésicule. Partis de la face ventrale, ils ne gagnent pas la face dorsale de la vésicule primitive (fig. 49 et 50) de sorte que les deux diverticules auxquels ils donnent naissance se trouvent forcément ouverts l'un dans l'autre dans la région dorsale (fig. 49 et 50), et se trouvent être chacun la continuation des diverticules péribranchiaux correspondants.

Ces deux sillons se rapprochent l'un de l'autre, ainsi que l'indiquent les figures 49 et 50, et isolent progressivement

la portion de la vésicule médiane qui devra se différencier en intestin. Mais pour le moment, cette dernière n'est pas encore complètement séparée des diverticules latéraux; elle n'est libre que dans la région antérieure (fig. 44 à 47) et dans la région terminale (fig. 51 à 55). Dans toute la région moyenne, elle se montre encore en communication avec ses diverticules latéraux (fig. 49 et 50).

De sorte qu'à ce stade le jeune bourgeon ne se compose encore essentiellement que d'une seule cavité endodermique, qui est toujours la cavité primitive. Mais celle-ci présente les particularités suivantes :

1° Cette vésicule s'est considérablement allongée à ses deux extrémités;

2° Elle présente deux diverticules antérieurs *cp*, desquels elle est complètement séparée dans la région antérieure du bourgeon, mais avec lesquels elle communique aussi dans la région moyenne (fig. 47, 49 et 50) ;

3° Deux diverticules latéraux postérieurs *Ep* qui s'allongent à droite et à gauche le long de la partie terminale de la vésicule centrale; ces diverticules débouchent dans la même région dorsale et moyenne du bourgeon que les diverticules péribranchiaux.

4° Cette vésicule présente un cinquième diverticule *ov*, celui de l'organe vibratile, dont il sera question tout à l'heure.

En d'autres termes, si on prend comme point de départ la région moyenne du bourgeon, on trouve que dans cette région moyenne viennent aboutir (fig. 49 et 50) : 1° la partie antérieure (sac branchial) et la partie postérieure (tube digestif) de la vésicule primitive ; 2° ses deux diverticules latéraux antérieurs (sacs péribranchiaux) et ses deux diverticules postérieurs (cavité périviscérale); 3° le diverticule de l'organe vibratile. Toutefois, par suite du grand développement des deux sillons postérieurs à ce stade, il est à remarquer que la vésicule centrale ne communique plus avec ses différents diverticules latéraux que par une fente assez étroite (fig. 49 à 50, cinq coupes successives au 150e); cette fente

finira par disparaître complètement, tandis que les deux sacs péribranchiaux resteront toujours en relation avec les diverticules postérieurs qui formeront la cavité périviscérale.

La région moyenne indivise *Vcl* de la vésicule endodermique dans laquelle débouche encore tous les diverticules est la future *cavité cloacale*. L'épaississement local que présente sa paroi dorsale est le rudiment de l'ouverture cloacale.

Tube dorsal. — Le tube dorsal s'ouvre encore à la partie postérieure dans la vésicule qui lui a donné naissance ; son ouverture se trouve maintenant, par suite des progrès du développement, tout à fait au voisinage de l'ébauche de l'ouverture cloacale (*ov*, fig. 47), c'est-à-dire qu'il débouche dans la cavité où les diverticules latéraux et le reste de la vésicule centrale s'ouvrent tous largement les uns dans les autres. C'est ce que montrent les figures 47, 48 et 49 qui sont trois coupes successives de la région moyenne du bourgeon ; ces coupes n'étant pas tout à fait perpendiculaires à la direction du tube dorsal, expliquent l'apparence de la figure 47 où ce tube dorsal paraît déboucher obliquement dans l'un des sacs péribranchiaux, tandis qu'en réalité il débouche à plein dans la cavité unique où s'ouvrent les différents diverticules.

Mais la particularité la plus importante que présente le tube dorsale à ce stade, c'est qu'à sa partie antérieure, il n'est plus terminé en cul-de-sac comme au stade précédent; *il s'ouvre maintenant dans la vésicule branchiale* (*ov*, fig. 42).

Les figures 42 à 47 représentent les coupes successives de ce tube, avec ses deux ouvertures terminales sectionnées un peu obliquement. Il est à remarquer que chez les Botrylloïdes il a un diamètre beaucoup plus grand que chez les Botrylles. J'ai eu la bonne fortune d'obtenir une coupe intéressant le tube dans toute sa longueur (fig. 28), et montrant par conséquent ses deux ouvertures; la région moyenne est très dilatée, tandis que chez les Botrylles, le calibre est moindre et se maintien uniforme dans toute la longueur.

La figure 28 qui représente la coupe longitudinale du tube et l'ensemble des figures 42 à 47, où ce tube est sectionné

transversalement, établissent donc de la façon la plus nette la disposition de l'organe vibratile rudimentaire à ce stade : disposition qui est absolument identique, comme on le voit, à celle qu'il présente chez les Botrylles au stade correspondant.

Système nerveux. — Un petit cordon nerveux se montre sous le tube dorsal et s'avance vers la région antérieure. Sur la figure 44 (quatrième coupe à partir de la région antérieure) on observe sa section qui ne comprend que deux cellules. On suit ce petit cordon entre la vésicule primitive et le tube dorsal jusqu'à la sixième coupe (*gn*, fig. 47), c'est-à-dire jusqu'à l'endroit où le tube dorsal s'ouvre dans la vésicule centrale (fig. 47 et 48).

Il est de toute évidence que ce cordon nerveux ne s'arrête pas là et qu'il se continue plus loin, peut être jusqu'à la partie postérieure du bourgeon ; en raison de sa finesse, dans sa partie postérieure, il est extrêmement difficile, sur des coupes de le distinguer avec certitude des cellules mésodermiques éparses entre le feuillet ectodermique et le feuillet endodermique. Si on se reporte à la figure 48 qui représente, au niveau de la future ouverture cloacale, la dernière section où le cordon nerveux soit nettement reconnaissable, on voit qu'il est très vraisemblable que ce cordon se continue dans le sillon qui sépare la vésicule centrale de son diverticule de droite sur les figures 49 à 54 et qu'il va s'étendre jusque dans le pédicule ectodermique qui relie le bourgeon au parent.

Il m'a été impossible de combler cette lacune dans le trajet postérieur du nerf ; s'il suivait réellement la marche que j'indiquais tout à l'heure, il en résulterait que le cordon nerveux primitif du jeune bourgeon ne serait qu'un filet appartenant au blastozoïde progéniteur, qui se serait accru dans le pédicule ectodermique à mesure que celui-ci s'est allongé. Ce filet nerveux d'abord situé entre la vésicule primitive et l'ectoderme, et accolé à ce dernier au point de laisser croire qu'il est une production de l'épiblaste, serait ensuite venu se placer entre la vésicule centrale et le tube

dorsal, et ce serait uniquement à la prolifération de ses cellules que serait due la production du ganglion définitif.

Si ce point était établi, on voit quel jour nouveau il viendrait jeter sur les rapports du jeune ascidiozoïde avec son parent. Non seulement l'ectoderme et la vésicule endodermique primitive du bourgeon seraient, comme nous l'avons vu, une portion de l'ectoderme et de la cavité endodermique de l'ascidiozoïde progéniteur; non seulement le bourgeon recevrait de ce dernier des corpuscules sanguins et des jeunes ovules, comme nous l'établirons dans la suite (ch. XII), mais encore son système nerveux ne serait qu'une portion du système nerveux du parent! Le jeune blastozoïde ne serait exactement que le produit de la scissiparité d'un autre plus ancien.

Malheureusement, si fortes que soient les présomptions en faveur de ces relations du système nerveux d'un ascidiozoïde avec celui de ses bourgeons, celles-ci demandent à être établies avec certitude.

Malgré toutes mes recherches, je n'ai pu réussir à suivre le système nerveux embryonnaire jusqu'à sa partie postérieure. Ses sections dans la région postérieure sont trop réduites pour être discernées facilement sur les coupes; et sur les bourgeons entiers, même après décoloration, il est impossible de suivre ce cordon sur toute une étendue parce qu'il est entouré, à peu près de toutes parts, par le tube dorsal, la vésicule centrale et ses deux diverticules latéraux.

Péricarde. — Il est situé à la partie postérieure et droite du jeune bourgeon. Il n'a plus aucune relation avec la vésicule primitive et se présente sous la forme d'un petit tube droit *Per* fermé à ses deux extrémités et adjacent en certains endroits à la paroi du futur tube digestif (pl. IV, fig. 52) ou de la future cavité périviscérale (fig. 52 et 53).

Mésoderme.—De l'ébauche de l'ouverture buccale *Ob* (pl. IV, fig. 42) à celle de l'ouverture cloacale *Oc* (fig. 47), l'épiblaste se montre très épaissi sur toute la région médio-dorsale. Cet épaississement cesse presque complètement voisinage de

l'ouverture cloacale future (fig. 47), on ne l'observe que sur une très légère étendue au delà de cette ouverture (fig. 48 et 49. — Les figures 47, 48 et 49, représentent trois coupes consécutives).

Cet épaississement *m* est la plaque mésodermique. De nombreuses cellules s'en détachent formant des traînées que l'on suit (fig. 42 et suivantes) jusque dans la région moyenne du bourgeon; elles se dirigent principalement sur les côtés, entre le feuillet ectodermique et le feuillet pariétal des diverticules de la vésicule endodermique. Ces traînées s'accumulent de chaque côté des sacs péribranchiaux et se réunissent à des ovules déjà volumineux qui ont émigré du blastozoïde progéniteur (voir ch. XII), pour constituer chacune des glandes hermaphrodites du blastozoïde.

C'est sur de jeunes bourgeons entiers et éclaircis par l'essence de girofle que l'on observe nettement ces traînées de cellules mésodermiques qui relient ainsi les jeunes glandes génitales à la bande mésoblastique médio-dorsale, surtout lorsqu'on a la chance de tomber sur de jeunes bourgeons au moment où la prolifération de cette bande est en pleine activité. L'ensemble des coupes 42 à 49 montre le processus avec toute la netteté désirable.

C'est également aux dépens de cette bande mésoblastique que se forment les cellules qui se différencieront plus tard en fibres musculaires. Mais il semble qu'à ce stade toutes les cellules qui proviennent de la prolifération de la bande mésoblastique se dirigent vers les parois latérales du bourgeon pour constituer les glandes génitales, et que ce n'est qu'après la constitution définitive de celles-ci que les nouvelles cellules qui se détachent de la bande mésoblastique engendrent le système musculaire.

Quoi qu'il en soit de ce point particulier, ce qu'il importe de remarquer, c'est que celles des cellules des glandes génitales qui prennent naissance dans le jeune bourgeon, sont formées par la bande mésoblastique primitive qui s'étend du futur cloaque à la future ouverture branchiale.

Della Valle a fait dériver ces cellules sexuelles des parois externes des diverticules péribranchiaux. Les épaississements latéraux que présentent ces derniers ne sont pas autre chose, pour moi, que les épaississements par lesquels débute tout jeune bourgeon et je n'en ai jamais vu se détacher de cellules. Une preuve de l'exactitude de ce fait, c'est que des amas de cellules sexuelles se montrent à droite et à gauche sous l'ectoderme, alors que la paroi péribranchiale ne présente pas encore de traces de l'épaississement qui engendrera dans la suite un nouveau bourgeon.

C'est précisément le cas du jeune blastozoïde dont les coupes sont représentées sur la planche IV (fig. 42 à 55). Des traînées de cellules partent de la bande mésodermique médio-dorsale pour se terminer de chaque côté à l'amas cellulaire sexuel, et cependant la membrane péribranchiale externe ne présente pas encore de traces d'épaississement.

Résumé. — 1° Les deux diverticules latéraux *cp* qui constitueront la cavité péribranchiale sont bien distincts l'un de l'autre et de la vésicule médiane, dans toute la région la plus antérieure du bourgeon jusqu'à sa région moyenne (pl. IV, fig. 42 à 47). A ce niveau ils s'ouvrent l'un dans l'autre et dans un reste encore indivis de la vésicule primitive (fig. 48 à 50).

2° Les deux diverticules postérieurs *Ep* de la vésicule primitive sont très développés, fusionnés dans leur région dorsale avec le reste encore indivis de la cavité primitive et se continuent tout autour du futur tube digestif pour constituer la future cavité périviscérale (pl. IV, fig. 48 à 53) ; ils se présentent comme la continuation des sacs péribranchiaux.

3° Un troisième diverticule *ov* (organe vibratile embryonnaire), est étendu dorsalement sous l'ectoderme et s'ouvre encore dans la vésicule médiane qui l'a engendré (fig. 47) ; son autre extrémité débouche postérieurement dans la partie la plus antérieure de la future vésicule branchiale (fig. 42 et 28).

4° La partie médiane *Vb* de la vésicule est complétement indépendante des sacs péribranchiaux dans toute la région

antérieure du bourgeon (fig. 42 à 48); dans la région postérieure elle est également distincte des deux diverticules de la future cavité périviscérale (fig. 51 à 53). Mais dans la région moyenne du bourgeon (fig. 49 et 50), elle ne s'est pas encore complétement séparée de ces différents diverticules, de sorte qu'à ce niveau les sacs péribranchiaux, la future cavité périviscérale, le tube dorsal et la vésicule médiane s'ouvrent tous les uns dans les autres. Leur partie commune *Vcl*, reste indivis de la vésicule primitive, est la future cavité cloacale. Sept diverticules différents débouchent donc à ce moment dans la cavité cloacale : la vésicule branchiale antérieure, le futur tube digestif allongé postérieurement, les deux diverticules péribranchiaux, les deux diverticules de la future cavité périviscérale et le diverticule dorsal (Organe vibratile).

5° Le système nerveux a la forme d'un cordon situé entre le tube dorsal et la paroi de la vésicule médiane, c'est-à-dire qu'il occupe la position qu'il aura chez l'adulte (pl. IV, fig. 44 à 48). Au-delà du débouché du tube dorsal dans la vésicule médiane, le cordon se continue le long de la future cavité digestive (*gn*, fig. 49 et 50) et paraît se poursuivre, bien qu'il m'ait été impossible de le reconnaître nettement, jusque dans le pédicule ectodermique qui réunit le bourgeon au parent (fig. 55).

6° Le péricarde est un tube clos et cylindrique, complètement isolé à la face ventrale et du côté droit du bourgeon pl. IV (*Per*, fig. 52 à 54).

7° La bande mésoblastique s'étend de l'ébauche de l'ouverture cloacale à l'ébauche de l'ouverture branchiale (*m*, fig. 42 à 47). Les cellules qui s'en détachent vont se concentrer, pour la plupart, à droite et à gauche des sacs péribranchiaux, sous l'ectoderme, pour constituer les deux glandes hermaphrodites.

Les autres cellules produites par la bande mésoblastique se différencieront dans la suite en muscles.

Quatrième stade.

(Pl. VII, fig. 80.)

Ce stade est caractérisé essentiellement par la fermeture de l'ouverture postérieure du tube dorsal, la séparation de la vésicule médiane (sac branchial et tube digestif) des sacs péribranchiaux et de la cavité périviscérale.

Les coupes fournies à ce stade par les bourgeons des Botrylloïdes ressemblent si exactement à celles que j'ai dessinées pour les Botrylles que je me dispenserai de les figurer. Je renvoie donc aux figures 32 à 41 (Pl. III), pour la disposition du tube dorsal et des cavités péribranchiales. J'ajoute simplement la figure 80 (pl. VII), destinée à montrer la séparation de la cavité digestive de la vésicule primitive et les rapports de la cavité périviscérale et des sacs péribranchiaux.

Sacs péribranchiaux et cavité périviscérale. — Ces sacs sont toujours complètement distincts l'un de l'autre et de la vésicule centrale dans toute la région antérieure du bourgeon. Dans la région moyenne, au voisinage de la future ouverture cloacale, ils se montrent fusionnés dans toute la région dorsale et s'ouvrent encore dans la cavité cloacale *Vcl* (fig. 32 et suivantes) ; leur disposition est donc absolument la même qu'au stade précédent.

Mais ce qu'il y a de particulier, c'est que la cavité cloacale dans laquelle débouchaient précédemment le sac branchial et le tube digestif, est maintenant indépendante de ces derniers, par suite du plus grand développement des sillons postérieurs. Partis de la face ventrale (pl. VII, fig. 80), ils se sont rejoints à une certaine distance de la paroi dorsale de la vésicule médiane et ont séparé ainsi, comme à l'emporte-pièce, une portion de cette vésicule médiane qui constituera la partie œsophagienne du tube digestif.

La figure 80 montre les deux sillons latéraux qui se sont rejoints et ont supprimé toute communication de la cavité digestive avec les diverticules péribranchiaux ou périviscéraux.

Mais, comme je l'ai déjà fait remarquer, il n'y a que dans

la région moyenne du bourgeon que les deux sillons postérieurs ne s'étendent pas d'une face à l'autre de la vésicule primitive ; dans la région postérieure, ces sillons sont aussi étendus que ceux qui séparent les sacs péribranchiaux, et les deux diverticules *Ep* qu'ils séparent s'allongent et entourent le futur tube digestif.

Della Valle (*11*) a décrit que les deux diverticules péribranchiaux, d'abord isolés l'un de l'autre, se fusionnent par la suite dans la région dorsale. Ainsi exposés, les faits sont inexacts ; à aucun moment il n'y a fusion secondaire des sacs péribranchiaux, En effet, si on se reporte à la figure 80, qui représente précisément la coupe de la région moyenne où les deux sacs péribranchiaux se continuent par une cavité unique *Vcl*, ne voit-on pas que cette cavité unique dorsale, qui se prolonge à droite et à gauche autour du futur tube digestif, est tout simplement un reste de la vésicule médiane primitive, qui provient de ce que les deux sillons postérieurs se sont rejoints sans atteindre la paroi dorsale ? A tous les stades précédents, nous avons constaté son existence (Voir la série des coupes). Cette cavité dorsale ne résulte donc pas du tout d'une fusion des deux sacs péribranchiaux qui se serait opérée secondairement ; elle prend naissance en même temps que ces derniers, indépendamment d'eux et en même temps que les deux diverticules postérieurs qui s'accolent au tube digestif.

Et de la marche même des sillons qui ont opéré la division de la partie postérieure de la vésicule primitive, il résulte que la cavité digestive (*Cd*) se montre dès maintenant comme le prolongement de la cavité branchiale, tandis que le sac unique qui l'entoure dorsalement dans la région moyenne du bourgeon (*Vcl*, fig. 80), se continue antérieurement par les deux diverticules péribranchiaux, postérieurement par les deux diverticules périviscéraux.

L'évolution de ces diverses cavités jusqu'à ce moment, peut se résumer ainsi :

Pendant que les deux sillons antérieurs isolent les sacs

péribranchiaux de la cavité branchiale, il y en a deux autres, postérieurs, qui divisent de leur côté la portion terminale de la vésicule primitive en trois parties et donnent ainsi naissance au tube digestif et à deux diverticules postérieurs (future cavité périviscérale). Sillons antérieurs et sillons postérieurs s'avancent progressivement vers la région moyenne du bourgeon, où se trouve par conséquent une portion encore indivise de la vésicule primitive, dans laquelle s'ouvrent les différents diverticules.

Arrivés dans la région moyenne, non loin de l'ouverture cloacale future, les sillons antérieurs s'arrêtent ; un peu plus bas, les deux postérieurs se rejoignent, mais sans atteindre la face dorsale de la vésicule primitive ; ils laissent ainsi indivise une certaine portion *Vcl* de cette dernière, qui se trouve être comprise forcément entre les diverticules péribranchiaux d'une part et les diverticules périviscéraux de l'autre, avec lesquels elle reste en communication. C'est ce reste de la vésicule primitive, que les sillons n'ont pas atteint, que Della Valle a considéré à tort comme le produit de la fusion secondaire des deux sacs péribranchiaux ; et il est à remarquer que c'est précisément la paroi dorsale de ce reste qui se met au contact de l'ectoderme pour former l'ouverture cloacale. Ce qui justifie bien la dénomination de *cavité cloacale* que je lui ai donnée.

Le tube digestif, au stade que je décris ici, est déjà très allongé et s'est recourbé vers la gauche en repoussant devant lui les parois des diverticules postérieurs dont il se coiffe et qu'il perce à gauche pour constituer l'ouverture anale (fig. 80) ; il présente un diverticule, qui est le rudiment de l'organe réfringent, comme au stade correspondant des Botrylles.

Les deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive, dont je viens de décrire longuement l'évolution, continuent de s'étendre, se rapprochent l'un de l'autre et se moulent sur les différentes parties du tube digestif ; toutefois les parois de ces diverticules ne vont pas jusqu'à se fusionner et laissent entre elles des intervalles qui constituent précisé-

ment les canaux ou sinus qui, chez l'adulte, font communiquer la cavité sous-ectodermique avec la cavité péri-intestinale (ch. IV, § 5).

Tube dorsal. — Ce tube, qui au stade précédent s'ouvrait postérieurement dans la région moyenne de la vésicule primitive et antérieurement dans la cavité branchiale, tout près de la future ouverture de celle-ci, ne possède plus maintenant que cette dernière communication. Ainsi que je l'ai déjà dit, les coupes fournies par les bourgeons des Botrylloïdes à ce stade ressemblent tellement à celles des Botrylles du même âge, que je n'en donne pas de nouvelles figures. Je renvoie aux figures 30 à 38 et à la figure 41 (pl. III), qui représentent exactement la disposition du tube dorsal des Botrylloïdes à ce stade. Le tube s'ouvre dans la vésicule branchiale, tout à fait en avant, et s'étend sous l'ectoderme jusque dans la région moyenne du bourgeon ; là il se termine en cul-de-sac, tout à fait à l'endroit où précédemment il s'ouvrait dans la vésicule primitive (*ov*, fig. 37).

Dès lors, le tube dorsal se présente avec la disposition qu'il aura chez l'adulte, c'est-à-dire qu'il apparaît comme un diverticule de la partie antérieure du sac branchial. V. Beneden et Julin chez les *Clavelines* et Maurice chez les *Fragaroïdes aurantiacum* sont arrivés à des conclusions erronées relativement à l'origine de ce tube dorsal ; ils n'ont observé que le stade avancé où ce tube s'ouvre dans la vésicule branchiale, ce qui leur a fait croire qu'il était un diverticule de la partie antérieure de celle-ci. En réalité, l'évolution du tube dorsal, chez ces espèces, est la même que chez les Botrylles et les Botrylloïdes, ainsi que j'ai pu le reconnaître moi-même (Voir ch. IV, § 7).

Système nerveux. — Le système nerveux ne présente pas de changements importants ; il a toujours la forme d'un cordon plein qui arrive jusqu'en avant sous le tube dorsal, non loin de l'ouverture de celui-ci dans le sac branchial, et qui s'étend dans la région postérieure entre ce tube d'une part et la paroi de la cavité branchiale. Au niveau où le tube

dorsal prend fin et où les deux sacs péribranchiaux se continuent par la cavité unique du cloaque, le cordon nerveux se continue entre le feuillet interne de la cavité périviscérale et la paroi de la cavité digestive, c'est-à-dire dans la position qu'il a sur la figure 38. Mais le cordon diminuant peu à peu de calibre il devient encore impossible de le suivre très loin et de voir exactement où il se termine.

Pas plus que chez les Botrylles, il ne me paraît que la masse nerveuse soit une production des parois du tube dorsal. A ce stade, comme aux précédents, les deux organes, bien qu'adjacents, ne se montrent pas moins indépendants l'un de l'autre.

Péricarde. — Il est beaucoup plus allongé qu'au stade précédent et n'est plus un tube régulier. Sur toute sa longueur et du côté interne, sa paroi s'invagine dans la cavité primitive, formant ainsi deux tubes emboîtés l'un dans l'autre : un interne, qui sera le cœur proprement dit et qui s'ouvre dans la cavité sous-ectodermique par la fente d'invagination primitive ; un externe, sans aucune communication avec l'extérieur, complément vide et dans lequel est logé le précédent ; c'est le péricarde.

Glandes génitales. — Je ne dirai rien ici des glandes génitales, dont l'histoire est exposée plus loin dans un chapitre spécial (ch. IX).

Résumé du quatrième stade. — La vésicule branchiale et le futur tube digestif se sont complètement isolés des diverticules latéraux.

Dans la région moyenne du bourgeon, les deux sillons postérieurs, partis de la face ventrale de la vésicule primitive, se rejoignent sans atteindre la paroi dorsale de celle-ci, et il reste ainsi, dans cette partie moyenne du jeune blastozoïde, une portion indivise de la cavité primitive, qui se continue en avant par les deux sacs péribranchiaux et en arrière par les deux diverticules périviscéraux. C'est la cavité cloacale embryonnaire. Sa paroi dorsale se rapproche de l'ectoderme et s'épaissit pour former plus tard l'ouverture cloacale.

Le tube dorsal a perdu sa communication primitive avec la vésicule endodermique qui l'a engendré. Il ne possède plus que son ouverture antérieure dans la vésicule branchiale, celle qu'on lui trouve chez l'adulte, et qui constituera le pavillon vibratile.

Le système nerveux est un cordon plein, étendu entre la paroi du sac branchial et le tube dorsal. Puis, quand celui-ci a disparu dans la région moyenne du bourgeon, le cordon se continue entre la paroi dorsale du tube digestif et la paroi interne de la cavité périviscérale (fig. 38). Il s'effile progressivement et ne tarde pas à devenir méconnaissable sur les coupes.

Le tube cardiaque primitif présente deux tubes emboîtés l'un dans l'autre ; l'un résulte de l'invagination de la paroi interne du tube primitif; il communique avec la cavité sous-ectodermique par la fente d'invagination, et constitue le rudiment du cœur proprement dit. Le second tube est sans orifice extérieur et constitue un manchon autour du premier : c'est le péricarde véritable.

La partie postérieure de la vésicule primitive qui se différencie en tube digestif est très allongée; elle est recourbée à gauche et remonte en même temps vers la région dorsale (fig. 80); elle présente un diverticule qui donne naissance à l'organe réfringent.

Les deux diverticules postérieurs de la cavité primitive s'étendent tout autour du tube digestif qui s'en coiffe à la façon d'un mésentère; toutefois ces deux diverticules, bien que s'étalant considérablement, n'arrivent pas à se fusionner ; ils laissent entre eux de légers intervalles qui constitueront chez l'adulte des canaux de communication entre la cavité sous-ectodermique et la cavité péri-intestinale.

Il resterait maintenant à résumer l'organogénèse générale chez les bourgeons des Botrylloïdes ; mais la description des divers stades a montré quelles étroites relations elle présente avec celle des Botrylles et pour éviter des répétitions inutiles, je renvoie au résumé général (ch. IV).

CHAPITRE III

ORGANOGÉNÈSE CHEZ LA LARVE.

Introduction. — Il n'entre pas dans le cadre de ce travail de suivre la segmentation de l'œuf, je me suis seulement proposé d'étudier certains points de l'organogénèse de la larve qui n'ont encore été l'objet d'aucune recherche, et à l'étude desquels je me trouve tout naturellement conduit par les résultats que m'a fournis le développement des blastozoïdes.

Chez les Ascidies simples, Kowalevsky a vu dériver la cavité péribranchiale de deux invaginations ectodermiques qui s'étendent peu à peu tout autour du sac branchial et se soudent dans la région dorsale.

Plus récemment, V. Beneden, chez les larves de Clavelines, a décrit de semblables diverticules épiblastiques qui vont à la rencontre de diverticules correspondants fournis par la vésicule endodermique et contribuent ainsi à la constitution de l'espace péribranchial.

Or, j'ai trouvé d'accord avec Della Valle, que la cavité péribranchiale des bourgeons, chez les Botryllidés, était constituée entièrement par des dépendances de la vésicule endodermique primitive, sans participation aucune du feuillet épiblastique, qui ne fait que se percer pour produire l'ouverture buccale et l'ouverture cloacale.

Les bourgeons d'Amarouques (*Am. proliferum*) ont fourni de semblables résultats à Kowalevsky. Mes propres recherches sur cette même espèce et sur une espèce voisine (*Circinalium concrescens*) s'accordent parfaitement avec celles de ce naturaliste.

Il y a donc lieu de se demander si chez les larves des Botryllidés, l'origine de la cavité péribranchiale est la même que chez le blastozoïde. Ou bien est-ce une production épi-

blastique comme Kowalevsky l'a décrit chez les Ascidies simples? Ou encore cette cavité est-elle formée à la fois par l'ectoderme et l'endoderme comme chez la Claveline (V. Beneden)?

C'est là le premier point que je me suis proposé d'éclaircir.

En second lieu, après les résultats si différents de ceux de mes devanciers auxquels je suis arrivé à propos de l'origine du tube dorsal et du système nerveux des blastozoïdes, il était du plus haut intérêt de suivre le développement de ces mêmes organes chez la larve afin d'arriver à établir par suite la véritable signification du tube dorsal. Au sujet de ce dernier, certains ascidiologues ayant trouvé que c'est à ses dépens que se produit le ganglion du blastozoïte, opinion que je ne partage pas d'après ce que j'ai vu chez les bourgeons des Botrylles et des Botrylloïdes, il était également indispensable de chercher chez la larve quelle relation il y a entre le tube dorsal et le système nerveux.

Enfin j'ai étudié la blastogénèse de la larve.

Giard veut que la larve des Botryllidés produise deux blastozoïdes symétriques et Della Valle, qu'elle n'en produise qu'un seul, alors que les individus nés par bourgeonnement en donnent normalement deux autres. Si le naturaliste italien est dans le vrai, comment expliquer cette différence de la blastogénèse chez la larve et chez l'individu né par bourgeonnement?

Le grand nombre de larves, d'âges différents, que j'ai dû étudier pour suivre le développement de la cavité péribranchiale, du système nerveux et du tube dorsal, m'ont fourni une série très complète de jeunes bourgeons à des stades variés, à l'aide desquels j'ai pu reconstituer à mon tour, et par un procédé d'observation différent de celui de mes devanciers, toute l'histoire de la blastogénèse de la larve. Giard et Della Valle ont eu recours seulement à l'examen par transparence; j'ai combiné ce mode d'observation avec celui des coupes.

Développement de la cavité péribranchiale, de la cavité

périviscérale et du cœur, développement de l'organe vibratile et du système nerveux; enfin, blastogénèse larvaire, telles sont les différentes questions que je me suis proposé d'étudier chez la larve. — Pour la dernière question, je renvoie au chapitre spécialement consacré à la blastogénèse.

Je n'exposerai en détail qu'un certain nombre de stades successifs choisis parmi les plus intéressants que j'ai eus sous les yeux, et qui suffiront à établir la comparaison entre l'organogénèse des bourgeons des Botryllidés et celle des autres Tuniciers où elle a été étudiée jusqu'à présent.

Premier stade.

(Pl. VII, fig. 78 ; — pl. IX, fig. 85 à 88 et fig. 94.)

Je prendrai comme point de départ une très jeune larve dont les feuillets viennent de se constituer et qui est encore réduite à sa cavité endodermique unique recouverte par l'ectoderme et les différentes membranes larvaires.

La figure 78 (pl. VII) représente une coupe d'une larve de *Botrylloïdes prostratum* (Giard) de cet âge, que je décrirai spécialement ici. Elle est située entre l'ectoderme et la membrane péribranchiale du parent et entourée par son follicule qui est maintenant clos de toutes parts.

C'est à dessein que je m'adresse à une larve de cet âge, parce qu'elle va permettre de se rendre compte, avec la dernière évidence, de l'indépendance qui existe aussi chez la larve entre le système nerveux et l'organe vibratile embryonnaires. Si chez les blastozoïdes ces deux organes se montrent en général étroitement adjacents au point de faire croire qu'ils dérivent l'un de l'autre, chez les larves l'erreur n'est pas possible. En effet, à ce stade, la cavité entérique de la larve est unique, à peu près ovoïde, sans aucun diverticule; le système nerveux, de son côté, affecte sur presque toute son étendue, la forme d'un tube sous-épiblastique avec les vésicules des sens en avant, *et il n'y a pas encore de traces de l'organe vibratile.* Il n'est donc pas possible, chez

les larves, d'attribuer à ce dernier un rôle quelconque dans la formation du système nerveux.

Voyons en détail la structure du système nerveux à ce stade.

Bien que la larve de *B. prostratum*, à laquelle je m'adresse pour cette description, ait déjà ses trois feuillets constitués, la série de coupes qu'elle m'a fournies permet encore d'assister à la formation du système nerveux et d'établir les relations du tube nerveux primitif avec les vésicules sensorielles qui commencent aussi à se différencier.

1° A la future partie postérieure de la larve et sur la face dorsale, le système nerveux *tn* affecte la forme d'un tube dont les parois sont constituées par une seule couche de cellules; il est adjacent à la fois au feuillet endodermique et à l'épiblaste; celui-ci se montre notablement épaissi à son contact et forme encore une légère invagination.

La figure 85 (pl. IX) représente la section du tube et les rapports de celui-ci avec les deux feuillets de la larve. En arrière, on le suit jusqu'à l'extrémité de la chorde, sur la face dorsale de laquelle il s'étend, toujours recouvert par l'ectoderme.

2° Dans la future région antérieure de la larve, le tube disparaît et se continue par un sillon épiblastique très accusé, dont les parois ont des cellules beaucoup plus volumineuses que le reste de l'ectoderme et qui sont en voie de prolifération active (pl. IX, fig. 86, *tn*). Les bords de la gouttière s'élargissent de plus en plus à mesure qu'elle s'avance dans la région antérieure. Ce sont ces bords qui, se rapprochant peu à peu, se soudent, se séparent de l'épiblaste et isolent ainsi le tube nerveux. C'est ce que montrent la coupe 86 qui passe par la partie antérieure de la larve et qui représente une simple gouttière, et la coupe 85, fournie par la partie postérieure où le tube nerveux est isolé. La larve a donc été fixée au moment où le tube nerveux, déjà formé à son extrémité postérieure, n'était pas encore constitué en avant. C'est, comme on le voit, le même processus que celui qui s'observe chez les Vertébrés.

3° A la partie antérieure, la gouttière est moins accusée, mais ses parois sont toujours fortement épaissies et il s'en détache un petit cordon plein qui se dirige vers l'intérieur et se termine par une masse cellulaire volumineuse, qui refoule devant elle le feuillet endodermique (*Vs*, fig. 88). La coupe de ce renflement montre qu'il constitue une vésicule creuse qui renferme déjà une tache pigmentaire et qui est par conséquent une *vésicule sensorielle embryonnaire*.

Ses parois sont constituées par une seule assise de grandes cellules, sensiblement cubiques. Dans l'intérieur de la cavité proémine fortement une cellule qui s'est détachée presque complètement de la paroi et n'est plus adjacente à celle-ci que sur une faible étendue. Chez des larves plus jeunes, j'ai vu cette cellule faisant à peine saillie dans l'intérieur et enclavée presque complètement dans la paroi; aucun caractère interne ne la distinguait encore des autres. Mais ici, cette cellule centrale renferme une petite masse sphérique d'un brun jaune qui constitue une tache oculaire. Ce corpuscule pigmentaire fait donc son apparition de bonne heure, et il est à remarquer qu'il est un produit de l'activité du protoplasma de la cellule et non du noyau ; la cellule possède encore, en effet, son noyau volumineux pourvu d'un gros nucléole et situé à quelque distance du corps pigmentaire qui, lui, est à la périphérie interne. Cette première vésicule sensorielle est complètement close et reliée à l'épiblaste qui l'a produite par un court pédicule plein; comme le tube nerveux n'est pas encore constitué à son voisinage, qu'il n'y est encore qu'à l'état de gouttière, il n'y a pas à parler de communication entre le tube et la vésicule.

Cette première vésicule est accompagnée d'une seconde aux parois latérales de laquelle elle est intimement accolée, mais sans toutefois communiquer avec elle. Ce second renflement est sensiblement de même taille que le premier, mais sa cavité s'ouvre encore dans la gouttière dorsale (*Vs'*, fig. 87). Ce sont les parois de la gouttière qui se sont profondément invaginées et se sont dilatées pour constituer

cette *seconde vésicule sensorielle*. C'est par un processus semblable que s'est formée la première. Toutefois, cette seconde vésicule est absolument vide, ou du moins si des otolithes y étaient déjà formés, ils ont été dissous par les liquides fixateurs et je n'ai pu les observer.

Ces deux vésicules rappellent évidemment celles que Kowalevsky et Kuppfer ont décrites chez les Ascidies simples. Cependant, je dois dire qu'à aucun stade je n'ai vu sous la tache pigmentaire la couche de petits bâtonnets dont a parlé Kowalevsky et dont l'existence a été niée déjà par Kuppfer et par Giard chez l'*A. villosa*.

De l'exposé de la structure de la larve à ce stade, il résulte donc que le tube nerveux a une origine nettement épiblastique ainsi que les deux vésicules sensorielles; l'opinion qu'il serait constitué par la prolifération des parois de l'*organe vibratile* doit être absolument écartée, puisque ce dernier organe ne présente encore aucune trace ; ce n'est qu'au stade suivant qu'il s'annoncera sous forme d'un diverticule de la cavité endodermique.

Outre les larves de *B. prostratum*, celles du même âge que j'ai étudiées et qui m'ont donné des résultats identiques sont des larves de *Botrylloïdes rubrum*, de *B. violaceus* et de *B. smaragdus*.

Queue de la larve. — Les différentes parties de la chorde dorsale sont déjà notablement différenciées à ce stade. Reichert (*73*), dans la description qu'il a donnée de la queue des larves de *Botryllus violaceus*, a commis un certain nombre d'erreurs qui proviennent évidemment de ce que ses observations n'ont porté que sur des larves entières et non sur des coupes, qui se prêtent beaucoup mieux à l'étude de certains détails.

La queue des larves de *Botrylloïdes prostratum* (fig. 94, Pl. IX) comprend, à ce stade, quatre parties bien distinctes que j'ai retrouvées également chez les larves de *Botrylloïdes rubrum*, de *Botryllus smaragdus* et de *B. violaceus* (fig. 77, Pl. VI). Ces parties sont les suivantes :

1° Un cordon axial constitué par une file unique de gran-

des cellules, dont la section, sur les coupes transversales de la chorde, est nettement circulaire (fig. 72 à 75, Pl. VI); sur les coupes longitudinales (fig. 77, Pl. VI et 94, Pl. IX), leur section est rectangulaire. C'est donc une pile de cellules cylindriques qui constitue cet axe; leurs parois transversales absorbent fortement les matières colorantes. Chaque cellule possède un noyau extrêmement net, dont les parois se colorent aussi très fortement par le carmin aluné et qui renferme un gros nucléole (fig. 94).

Le noyau et le nucléole se montrent très développés non seulement chez les jeunes larves telle que celle qui est représentée sur les figures 78 (Pl. VII) et 94 (Pl. IX), et dont la cavité entérique est encore unique. On les observe également dans la queue des larves qui ont lacéré les membranes maternelles et se sont échappées dans le cloaque (fig. 74, Pl. VI, larve de *B. violaceus*).

Enfin, j'ai retrouvé ce même noyau chez des larves de *Botrylloïdes rubrum* et de *B. prostratum* qui venaient de se fixer et dont les cellules de la chorde étaient déjà désagrégées et commençaient à se répandre dans le corps de la larve.

Il y a donc eu certainement une erreur d'observation de la part de Reichert, puisqu'il dit que l'axe de la queue des larves de *B. violaceus* est constitué par un *axe homogène, non cellulaire, de nature cuticulaire* et qui serait le produit de sécrétion des cellules externes qui entourent cet axe. Plusieurs naturalistes ont répété cette erreur, probablement sur la foi des observations de Reichert et sans contrôler les faits.

2° Le cordon axial est entouré par une couche de cellules contractiles que Reichert, cette fois, a signalées. Elles ont une striation transversale très belle (*cc*, fig. 77, Pl. VI), mais qui ne s'étend pas toutefois jusqu'au centre de la cellule. Sur les coupes longitudinales on observe, en effet, deux rangées parallèles de stries qui ne se rejoignent pas vers l'intérieur et laissent un intervalle dans lequel s'observe le noyau de la cellule.

Cette striation est parfaitement nette chez les larves qui

sont dans le cloaque et dont le développement est déjà très avancé (fig. 77).

Chez des larves plus jeunes, encore réduites à leur cavité endodermique primitive (fig. 94, Pl. IX), cette couche contractile *cc* n'est pas encore différenciée; on n'observe aucune strie dans ses cellules.

3° L'ectoderme *Ect* de la larve se moule très exactement tout autour de la queue et constitue une seconde enveloppe à l'axe cellulaire. Toutefois les cellules ectodermiques qui entourent la queue s'allongent peu à peu, deviennent fusiformes et ne ressemblent plus du tout à celles de l'ectoderme des autres parties du corps, lesquelles conservent encore longtemps leur forme globuleuse. Ces modifications successives sont indiquées sur les coupes 94 (Pl. IX) et 77 (Pl. VI). Lorsque la queue est encore accolée aux parois du corps, le feuillet ectodermique de celui-ci se montre accolé à son prolongement qui recouvre la chorde (fig. 94, Pl. IX).

4° Toute la face dorsale de la queue, celle qui n'est pas appliquée contre le corps de la larve, est en outre recouverte par la *membrane péritunicale* ou *follicule interne* et qui provient du dédoublement du *follicule primitif* de l'œuf (*voir ch. XI*); elle forme une enveloppe complète à la larve et limite extérieurement la mince couche de substance tunicière qui existe à ce moment (*f*, fig. 94 et 77).

Reichert ne parle que d'une seule membrane qui recouvre la couche des cellules contractiles et qu'il qualifie de « *membrane du testa* ». A la description qu'il en donne, je crois reconnaître que la membrane qu'il désigne ainsi est celle que j'appelle *membrane péritunicale* et qui limite à l'extérieur la couche tunicière en formation. Ce serait par conséquent la membrane ectodermique qui recouvre toute la queue (*Ect*, fig. 94), qui aurait échappé à Reichert.

5° Enfin, si on considère de jeunes larves qui n'ont pas encore lacéré les membranes maternelles pour s'échapper dans le cloaque, on trouve que la queue est encore recouverte, sur toute sa face dorsale, par la *membrane folliculaire*

externe (*F*, fig. 94, Pl. IX et fig. 78, Pl. VII). Mais les larves, une fois dans le cloaque, ne possèdent plus cette enveloppe, puisque celle-ci reste en place après la sortie de la larve.

Pour l'étude détaillée de ces diverses membranes, je renvoie au ch. XI, qui leur est spécialement consacré.

Second stade.

Pl. V, fig. 66, 67, 68 et 69.

Les figures 66, 67, 68 et 69 représentent la 10ᵉ, 11ᵉ, 12ᵉ et 13ᵉ coupes d'une série de 24, fournies par une très jeune larve de *Botryllus violaceus* qui ne porte encore que les traces de deux stigmates branchiaux de chaque côté et est toujours située dans la cavité sous-ectodermique du parent.

Ces coupes sont dirigées de la partie postérieure à la partie antérieure de la larve ; elles sont à peu près perpendiculaires à l'enroulement de la corde ; la série de ces coupes est des plus intéressantes, car elle nous fait assister à la formation de plusieurs organes de première importance, le tube dorsal, la cavité péribranchiale et le péricarde.

1° *Tube dorsal.* — La vésicule endodermique primitive envoie un diverticule qui part de sa région moyenne et qui représente *l'organe vibratile* rudimentaire (*ov*, fig. 66).

Ce diverticule, que je désignerai sous le nom de *tube dorsal* comme chez les bourgeons, est adjacent à la partie inférieure de la vésicule des sens *Vs* dont la figure 66 représente la coupe.

Il se dirige ensuite vers la région dorsale de la larve, tout en restant cependant adjacent aux parois latérales de la vésicule sensorielle, qu'il contourne peu à peu de manière à venir se placer nettement sur sa face dorsale.

Dès lors le tube dorsal est adjacent à l'épiblaste ; cette marche du tube dorsal et sa position par rapport à la vésicule sensorielle sont trop clairement indiquées par les figures 67, 68 et 69 pour que j'y insiste davantage.

Si l'on examine la 13ᵉ coupe (fig. 69), qui a intéressé la larve plus antérieurement que celles qui sont représentées

sur les figures 66, 67 et 68 (10e, 11e et 12e coupes), la vésicule nerveuse n'y est plus représentée et le tube dorsal est très nettement placé sous l'ectoderme, au-dessus du ganglion.

Le cordon nerveux, primitivement adjacent à l'ectoderme qui lui a donné naissance, a donc subi un déplacement. Ce déplacement est dû, d'une part, au grand développement de la vésicule des sens, et, d'autre part, à l'énorme développement que prend la vésicule endodermique du côté dorsal et antérieur (fig. 69); c'est de ce même côté que se développe le sillon endostylaire, déjà annoncé à ce stade par le sillon des figures 68 et 69.

Ce sont ces inégalités de croissance qui ont éloigné peu à peu le cordon nerveux de l'épiblaste et l'ont refoulé au fond de l'anse endodermique que représente la figure 69. Par suite, le diverticule endodermique qui constitue le tube dorsal n'a pu se frayer un passage qu'entre la vésicule des sens et l'ectoderme, c'est-à-dire qu'il est venu prendre la place qu'occupait primitivement le tube nerveux sous l'épiblaste.

Enfin, pour en finir avec l'histoire de ce tube dorsal à ce stade, nous dirons qu'il continue de s'avancer vers la partie antérieure, toujours placé sous le sillon ectodermique (*s*) et qu'à un moment donné *il se termine subitement en cul-de-sac* au-dessus de la chaîne nerveuse.

C'est à la 10e coupe de la série qu'il a fait son apparition (fig. 66) et c'est à la 18e qu'il prend fin ; il s'étend donc sur le tiers de la région dorsale, puisque la larve tout entière a fourni 24 coupes.

Remarquons, en outre, que pour ce qui concerne le tube dorsal, le stade que je viens de décrire correspond intégralement au second et au troisième stades (pages 13 et 20) que nous avons étudiés chez les blastozoïdes.

2° *Sillon dorsal ectodermique.* — Le tube dorsal est tangent sur une certaine étendue à un sillon ectodermique médio-dorsal (*s*) qui apparaît sur la figure 68 (douzième coupe de la série) et se termine à la seizième coupe suivante ; c'est un sillon qui réunira plus tard les deux orifices branchiaux lar-

vaires et qui est le reste de la gouttière qui a engendré le tube nerveux primitif.

Bien qu'il se montre presque à l'endroit même où le tube dorsal vient se placer nettement sous l'ectoderme, il n'y a entre ce tube dorsal et l'invagination ectodermique qu'un simple rapport de position, comme le montre très bien l'étude suivie du développement du tube. L'examen d'une coupe isolée, telle que celle que représente la figure 69, peut faire supposer que le tube dorsal dérive de l'invagination épiblastique correspondante et un simple examen par transparence d'une larve entière peut très bien conduire à une semblable erreur; en effet, si le tube se montre très nettement visible sous l'ectoderme dans la région antérieure, il est très difficile, pour ne pas dire impossible, sur une larve entière, d'en suivre le trajet vers la partie postérieure, et d'en voir le débouché dans la vésicule endodermique.

C'est vraisemblablement ce qui explique que cette ouverture postérieure ait échappé jusqu'à présent à tous les ascidiologues.

Mais pour moi, à qui les séries de coupes ont montré, d'une part, l'existence du tube nerveux sous-épiblastique alors qu'il n'y avait pas encore trace du tube dorsal (p. 64) et qui ai vu, d'autre part, la vésicule endodermique envoyer le diverticule du tube dorsal alors que le tube nerveux avait déjà perdu sa lumière centrale primitive, il ne peut y avoir aucun doute sur l'indépendance du tube dorsal, du tube nerveux primitif et du sillon ectodermique médio-dorsal de la larve.

3° *Système nerveux.* — Déjà à ce stade, le système nerveux a subi d'assez profondes modifications.

Nous avons à signaler en premier lieu la nouvelle position qu'il a prise dans la région antérieure, où il s'est éloigné de l'épiblaste, laissant le tube dorsal s'interposer entre lui et la paroi ectodermique et nous avons examiné un peu plus haut les causes probables de ce changement.

En second lieu, au lieu du tube nerveux que nous avons observé au stade précédent, nous avons maintenant un

cordon plein, constitué par de grandes cellules à noyaux volumineux.

Les coupes longitudinales montrent avec une netteté parfaite, quand elles ont été colorées au bleu de méthylène, l'état fibrillaire du cordon; cette substance fibrillaire est constituée par des prolongements protoplasmiques des cellules qui m'ont paru tous dirigés, pour la plupart, du côté postérieur de la larve.

A la partie antérieure, au voisinage de la vésicule des sens, les cellules du cordon sont beaucoup plus nombreuses et forment une masse plus considérable, en cupule, qui entoure la vésicule sensorielle par sa base.

De sorte qu'encore à ce stade, nous pouvons distinguer trois parties dans le système nerveux de la larve :

Les vésicules sensorielles en avant, le cordon plein et volumineux qui va en s'effilant jusqu'à l'origine de la queue et qu'on peut appeler le *cordon viscéral;* enfin la *portion caudale*, qui s'étend sur toute la longueur de la queue.

Il n'y a plus dès lors à s'occuper d'une communication, dans la région antérieure, entre la vésicule endodermique et le système nerveux, désormais constitué en grande partie par un cordon plein. Cette communication, si elle existait, ne pourrait s'établir qu'avec la vésicule sensorielle. Or, à ce stade, pas plus qu'aux stades précédents, aucune communication de ce genre n'existe.

Chaque vésicule sensorielle se montre à ce moment, comme dans la suite d'ailleurs, parfaitement close.

Les cellules constituant ses parois, de cubiques ou cylindriques qu'elles étaient primitivement, ne sont plus que faiblement globuleuses, obligées qu'elles ont été de suivre le mouvement d'extension de la vésicule.

La figure 69 montre à l'intérieur de la vésicule une grande cellule que nous avons vue se détacher des parois au stade précédent; cette cellule est maintenant tout entière située dans la cavité de la vésicule, ne restant adhérente aux parois de celle-ci que par une très légère portion de son

autre extrémité. Elle renferme une petite masse globuleuse, qui est d'un brun foncé sur les coupes après fixation et coloration par les substances que j'ai employées (p. 7).

Dans sa région basilaire, la cellule centrale porte encore son noyau volumineux, que le carmin colore fortement : d'où il faut conclure que ce n'est pas la transformation de ce noyau qui produit le corpuscule pigmenté, mais que celui-ci est dû au protoplasme même de la cellule.

La troisième partie du système nerveux fait suite au cordon plein et s'étend sur toute la partie dorsale de la corde sous forme d'un petit tube clos, dont les parois ne sont formées que d'une seule rangée de cellules.

A ce stade très précoce, nous trouvons donc encore chez la larve les trois parties constitutives du système nerveux de la larve adulte : les vésicules sensorielles, un cordon nerveux viscéral, étendu de la base de la vésicule à l'origine de la queue et enfin un petit tube nerveux qui continue le cordon précédent et s'étend sur toute la longueur de la corde, du côté dorsal.

4° *Péricarde.* — La figure 68 montre un diverticule *Per* de la vésicule endodermique, presque diamétralement opposé à celui qui constitue le tube dorsal. Ce diverticule montre sa section isolée sur la figure 67 et sur les deux autres coupes plus inférieures ; il est par conséquent encore extrêmement réduit.

Il constitue le rudiment du péricarde, ainsi que je m'en suis assuré sur des coupes de larves plus âgées, telles que celles qui sont représentées pl. VI, et où ce péricarde n'est déjà plus en communication avec la vésicule endodermique qui l'a produit.

Le péricarde apparaît donc de très bonne heure chez la larve et il n'est pas sans intérêt de rappeler (p. 16 et 44) que chez les formes issues par bourgeonnement, le péricarde dérive de même d'un diverticule de la vésicule endodermique qui se sépare peu à peu de cette vésicule; le péricarde de l'ozooïde a donc la même origine que le péricarde du blastozoïde.

5° *Cavité péribranchiale.*— La vésicule endodermique primitive, outre le diverticule cardiaque et le diverticule du tube dorsal, en présente deux autres (*cp*) beaucoup plus considérables, qui s'étendent sur les faces latérales de la larve et sont symétriques.

Déjà très nettes sur la figure 68, qui est la douzième coupe de la série à partir de la région postérieure, ces deux diverticules se montrent de plus en plus accentués à mesure qu'on s'avance vers la partie antérieure de la larve et se rapprochent l'un de l'autre, du côté dorsal.

La vésicule endodermique se montre ainsi divisée en trois grandes cavités s'ouvrant largement les unes dans les autres. Chez les larves plus âgées, nous verrons les deux cavités latérales constituer la cavité péribranchiale.

En résumé, à ce stade, la jeune larve, outre son ectoderme et la faible couche de tunicine qu'il a produite, comprend une simple vésicule endodermique qui envoie quatre diverticules :

1° Un diverticule qui s'étend dans la région dorsale, d'arrière en avant, en s'interposant entre l'ectoderme et le cordon nerveux et se termine en cul-de-sac ; c'est le rudiment de l'organe dorsal ;

2° Le diverticule péricardique, à la face ventrale ;

3° Deux diverticules latéraux symétriques qui engendreront la cavité péribranchiale.

Le tube nerveux qui, au stade précédent faisait suite à la vésicule sensorielle, s'est transformé en un cordon plein et s'est éloigné de l'ectoderme ; seul, le petit tube qui s'étend tout le long de la corde dorsale a conservé sa lumière primitive.

L'ectoderme, dans sa région médio-dorsale, commence à se creuser d'un léger sillon qui s'étend au-dessus du tube dorsal et qui formera dans la suite une gouttière faisant communiquer les deux orifices larvaires.

Troisième stade.

Pl. VI, fig. 73, 74, 75, 76 et 77.

Les larves de *B. violaceus* que nous étudions à ce stade sont

toujours enfermées dans l'organisme maternel et sont pourvues de deux rangées de quatre stigmates branchiaux chacune.

1° *Tube dorsal.* — Pour se rendre compte de la façon la plus précise de la disposition de ce tube à ce stade, il est indispensable de s'adresser à des coupes faites dans deux directions perpendiculaires, les unes parallèles à l'enroulement de la queue et qui intéressent le tube dans le sens de sa longueur, d'autres perpendiculaires à l'enroulement de la corde et qui fournissent des sections transversales du tube. Les premières surtout, coupant le tube plus ou moins obliquement dans le sens de sa longueur, fournissent les indications les plus nettes sur les rapports du tube avec les cavités voisines. Je n'ai pas besoin de dire d'ailleurs, qu'étant donnée l'impossibilité d'orienter ces jeunes larves encore renfermées dans la mère, pour obtenir des coupes dans différentes directions, il n'y a qu'à couper un fragment de cormus tout entier avec ses larves en place, et à choisir, parmi les coupes ainsi obtenues dans des sens très divers, celles qui se prêtent le mieux à l'observation et fournissent les résultats les plus intéressants.

Les figures 73, 74 et 75 de la planche VI représentent des coupes d'une très jeune larve où les premiers stigmates branchiaux ont fait leur apparition ; elles sont la septième, la huitième et la treizième de la série ; elles vont de la partie antérieure à la partie postérieure de la larve. Celle-ci communique avec l'extérieur par deux ouvertures, dont l'une *Oc* se voit en entier sur la figure 75 ; sur la figure 73, l'ouverture est également complète, mais ses parois ont été coupées obliquement et figurent deux culs-de-sac sur la coupe.

Ces deux ouvertures sont situées sur la ligne médio-dorsale de la larve, et de l'une à l'autre s'étend le sillon ectodermique dorsal (*s*) que nous avons vu se développer au stade précédent et qui maintenant a gagné en longueur et en profondeur.

Au niveau du plus antérieur de ces deux orifices (celui que représente la figure 73), se montre un diverticule *ov* de la vé-

sicule endodermique primitive placé tout à fait au-dessus du ganglion. Sur la coupe suivante (huitième de la série, figure 74), ce diverticule est remplacé par la section un peu oblique d'un tube que l'on peut suivre sur les cinq coupes suivantes. Ce tube, *ouvert en avant dans la vésicule endodermique*, se dirige donc vers la partie postérieure de la larve, et, durant tout son trajet, ses rapports avec les organes voisins ne varient nullement ; il se montre toujours compris entre le ganglion d'une part et le sillon ectodermique qui relie les deux orifices larvaires. La figure 74 montre très exactement ces relations.

A sa partie postérieure et terminale, *le tube débouche dans une grande cavité Vcl* que nous reconnaîtrons tout à l'heure pour être la cavité cloacale et dont une portion est représentée sur la figure 75.

Pour bien s'éclairer sur la disposition de ce tube et ses rapports avec les cavités voisines, il faut étudier surtout les coupes parallèles à l'enroulement de la corde.

J'ai eu la bonne fortune d'en obtenir une qui avait intéressé le tube dans toute sa longueur et que représente la figure 76 (pl. VI). On voit *ce tube* (*ov*) *s'ouvrir d'une part dans la partie antérieure de la vésicule endodermique* destinée à devenir la future cavité branchiale et, *d'autre part*, *dans la cavité cloacale* située dans la région postérieure.

D'où il faut conclure que le diverticule en cul-de-sac que nous avons vu, au stade précédent, partir de la partie postérieure de la vésicule endodermique, a continué de s'allonger en avant et est venu s'ouvrir dans la partie antérieure de cette même vésicule, qui s'annonce déjà comme devant être la future cavité branchiale par suite de la présence du sillon endostylaire rudimentaire et des premiers stigmates branchiaux.

La coupe de la figure 77 appartient à la même série que celle de la figure précédente et a intéressé la larve dans une partie un peu plus profonde, elles sont la quatorzième et la seizième coupe de la même série ; elle montre le cordon

nerveux central coupé dans toute sa longueur, et une très faible partie d'une vésicule sensorielle ; comme les coupes 76 et 77 sont parallèles, elles s'accordent avec les coupes 73, 74 et 75 faites dans une direction diamétralement opposée, pour montrer que le tube dorsal s'étend immédiatement au-dessous de l'ectoderme, parallèlement au cordon nerveux.

Pour bien préciser la position de l'ouverture postérieure du tube dorsal, il faut voir ce que sont devenus les deux diverticules latéraux *cp* que nous avons vus formés par la vésicule endodermique au stade précédent.

Ces deux diverticules se sont étendus considérablement dans la région antérieure de la larve, en collant leur paroi interne contre celle de la vésicule centrale et s'annoncent nettement comme devant constituer la cavité péribranchiale. Mais il est à remarquer que la communication de ces diverticules avec la vésicule centrale est maintenant très réduite, ainsi que le montre la figure 74 à gauche ; dans la suite nous la verrons complètement disparaître et la cavité péribranchiale s'isolera complétement de la vésicule interne.

Ces deux diverticules péribranchiaux distincts dans toute la partie antérieure, se continuent dans la partie postérieure de la larve par une autre grande cavité qui est la future *cavité cloacale* (*Vcl*, pl. V, fig. 71). C'est juste au niveau de l'ouverture dorsale postérieure (*Oc*, fig. 71) que commence cette cavité, qui présente, elle aussi, deux grands diverticules latéraux étendus dans la région terminale de l'oozoïde et dont la paroi interne se moule en partie sur le tube digestif. Ce sont les *diverticules périviscéraux*.

Ces différentes cavités étant connues, il est facile maintenant de préciser la situation de l'ouverture postérieure du tube dorsal.

La coupe (fig. 74) qui passe un peu en avant de l'orifice postérieur, montre les deux portions de la cavité péribranchiale et le tube dorsal compris entre le sillon ectodermique et le ganglion. Mais un peu plus loin, juste au niveau de l'orifice postérieur (fig. 75), les deux diverticules péribran-

chiaux se sont fusionnés et le tube dorsal a disparu, *sa lumière se confondant maintenant avec celle de la cavité cloacale* par laquelle se continuent les deux sacs péribranchiaux. Cette ouverture ne fait aucun doute, ainsi que nous l'avons vu plus haut (fig. 76) ; mais ce que je tiens à faire remarquer ici et ce que l'ensemble des coupes démontre avec la plus complète évidence, c'est que l'ouverture postérieure du tube dorsal, c'est-à-dire la première constituée (voir stade précédent), se trouve maintenant, par suite des progrès du développement de la larve, au niveau même où les deux diverticules péribranchiaux se soudent dans la région dorsale pour se continuer par la cavité cloacale. Or cette disposition ne rappelle-t-elle d'une manière frappante celle que nous avons décrite chez les blastozoïdes au quatrième stade? (Voir p. 25 et 48.)

Chez l'oozoïde, comme chez le blastozoïde, à un certain moment du développement, le tube dorsal affecte donc des rapports identiques avec le ganglion, les diverticules péribranchiaux et les deux ouvertures primitives. Deux points très importants ressortent surtout de l'étude de ce stade :

1° *Le tube dorsal s'ouvre en avant dans la cavité branchiale*, tout près de l'orifice branchial antérieur (*ov*, fig. 73) ; il se dirige à peu près en ligne droite vers la partie postérieure de la larve et *vient s'ouvrir dans la cavité cloacale Vcl* au voisinage du deuxième orifice, tout près du point de jonction des deux diverticules péribranchiaux. L'étendue du tube est donc la même que celle du sillon ectodermique *s* qui relie les deux orifices de la larve.

2° Bien que le tube dorsal soit placé au-dessus du ganglion durant tout son trajet, ces deux organes ne se montrent pas moins complétement indépendants l'un de l'autre, chacun ayant son origine distincte (2[e] stade). Chez les jeunes blastozoïdes (pl. II et III), le ganglion et le tube dorsal sont voisins au point de faire croire parfois qu'il y a entre eux une union réelle et une origine commune. Mais, chez la larve, l'erreur n'est pas possible ; les figures 73 à 76 montrent très nettement

l'indépendance du ganglion et du tube que nous avons déjà vus distincts aux stades précédents, notamment au premier stade, où le tube nerveux est complètement développé sans qu'il y ait encore de traces du tube dorsal.

2° *Tube digestif et chambre branchiale.* — La vésicule centrale endodermique qui est restée après la séparation des deux sacs péribranchiaux latéraux, constitue la chambre branchiale par sa partie antérieure ; celle-ci se montre déjà percée de deux rangées de fentes.

La partie postérieure de cette vésicule centrale se rétrécit et s'allonge pour constituer le tube digestif; un léger renflement (fig. 71) annonce déjà le rudiment de l'estomac.

Remarquons en passant que la série complète des coupes fournies par une larve montre que les diverses parties du tube digestif ne forment pas plusieurs troncs distincts qui se souderaient à un moment donné. Les choses se passent chez la larve comme chez le blastozoïde et c'est avec raison que Lahille a déjà relevé cette erreur.

Le tube digestif, ramassé sur lui-même, se replie vers la région dorsale et un peu à gauche, en repoussant devant lui les parois de la cavité périviscérale et de la cavité péribranchiale. On voit la membrane interne de la cavité périviscérale, principalement du côté gauche, s'insinuer entre les courbures du tube digestif et les recouvrir déjà complètement dans toute la partie dorsale.

Du côté droit, au contraire, la membrane péribranchiale se montre libre, non gênée dans son développement par le voisinage de l'intestin et elle présente sur sa paroi latérale *un épaississement Bl qui est le rudiment d'un blastozoïde.* Cet épaississement, dont les figures 70 et 71 (pl. V) ne représentent que la partie située le plus profondément, s'étend principalement dans la partie antérieure de la larve.

3° *Cavité péribranchiale et cavité périviscérale.* — J'ai exposé leur constitution un peu plus haut (p. 73). Je ferai simplement remarquer ici que la série des coupes fournie par une larve entière montre qu'il n'y a aucune séparation

entre ces deux cavités. La membrane périviscérale se montre la continuation directe de la membrane péribranchiale. Comme chez le blastozoïde, et par des processus identiques, deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive se sont isolés de celle-ci pour former les deux sacs périviscéraux. Comme chez les blastozoïdes, diverticules péribranchiaux et diverticules postérieurs, constitués aux dépens de la même vésicule primitive, se sont allongés chacun de leur côté, mais en restant en communication dans la région moyenne. Ces différents diverticules, la région œsophagienne du tube digestif et le sac branchial s'ouvrent tous encore, en effet, à ce stade, dans une cavité commune qui est un reste indivis de la vésicule primitive et qui deviendra la cavité cloacale (*Vcl*, fig. 70 et 71).

4° *Endostyle.* — Déjà avancé au stade précédent, il se présente ici comme un sillon très accusé de la paroi ventrale de la vésicule branchiale. Les coupes parallèles à l'enroulement de la corde (*End*, fig. 76 et 77) montrent que le sillon s'avance tout à fait à la partie antérieure de la larve et gagne même un peu la région dorsale.

5° *Péricarde.* — Le diverticule ventral de la vésicule endodermique qui engendre le péricarde a perdu ses relations avec la vésicule ; il se présente sous la forme d'un petit tube *Per* fermé à ses deux bouts, situé à la partie ventrale de la larve et dont les figures 73 et 74 représentent la section.

6° *Système nerveux.* — Il se montre toujours constitué par les trois parties que nous avons observées au stade précédent : vésicules sensorielles, cordon ganglionnaire central, tube caudal. Nous devons noter la situation du cordon central par rapport au tube digestif qui n'était que peu développé au stade précédent. Le cordon nerveux, en quittant la paroi de la branchie, passe au-dessus de l'œsophage, près du renflement stomacal (*gn*, fig. 74 et 75), et va se continuer dans la queue (fig. 77). Son diamètre diminue progressivement vers la partie postérieure où il ne présente plus que quelques cellules à la coupe transversale. C'est au-dessus de ce cor-

don, entre lui et l'ouverture postérieure larvaire, que sont venues se souder les deux portions droite et gauche de la cavité péribranchiale, ce qui confine désormais le cordon entre le tube digestif et la membrane cloacale interne (fig. 71 et 75), et l'éloigne ainsi considérablement de l'épiblaste qui lui a donné naissance.

Pas plus à ce stade qu'aux stades précédents, il n'y a de communication entre la cavité branchiale et une partie quelconque du système nerveux.

7° *Orifices.* — La larve présente deux orifices, l'un antérieur qui appartient à la cavité branchiale (*Ob*, fig. 73), l'autre situé plus en arrière (*Oc*, fig. 75), et qui débouche dans la cavité cloacale. Ils sont situés sur la ligne dorsale et réunis par un sillon (*s*) également médio-dorsal, qui ne s'étend pas au delà des deux orifices. C'est le sillon que nous avons vu se former au stade précédent par une invagination de l'épiblaste et qui est maintenant très profond.

Une légère extroflexion de la paroi endodermique sous-jacente s'est mise en contact avec le fond du sillon et la paroi de ces deux culs-de-sac s'est percée pour constituer chacun des deux orifices; les parois des orifices sont donc ectodermiques sur presque toute leur étendue.

Nous établirons plus loin (pag. 82), que ces deux orifices sont persistants et constitueront, l'un, l'orifice branchial, l'autre, l'orifice cloacal de l'oozoïde adulte.

Résumé. — 1° La larve présente deux orifices situés sur la ligne médio-dorsale, l'un antérieur, l'autre postérieur, situés chacun à l'une des extrémités d'un sillon ectodermique profond;

2° La vésicule endodermique envoie deux diverticules latéraux (sacs péribranchiaux), presque complétement séparés d'elle, très étendus en haut et en avant, et qui se continuent, à partir même de l'ouverture postérieure de la larve, par une seule cavité unique (cavité cloacale). Cette cavité cloacale se continue à son tour par deux diverticules postérieurs (diverticules périviscéraux);

3° La paroi externe du diverticule latéral droit porte un épaississement qui est le rudiment du premier blastozoïde de la larve;

4° La partie antérieure de la vésicule endodermique centrale engendre le sac branchial; ses parois se montrent accolées aux parois internes des deux sacs latéraux auxquels cette vésicule a donné naissance; deux rangées de stigmates ont déjà perforé cette double paroi;

5° La vésicule branchiale s'allonge postérieurement pour donner naissance au tube digestif, qui se recourbe à gauche et se coiffe d'une portion de la membrane périviscérale; sa région œsophagienne s'ouvre encore dans la future cavité cloacale;

6° Le système nerveux se montre toujours constitué par les vésicules sensorielles antérieures, le cordon ganglionnaire central qui fait suite à ces vésicules, et enfin par un petit tube nerveux qui s'étend tout le long de la partie dorsale de la corde;

7° Le diverticule dorsal de la vésicule endodermique primitive, que nous avons vu terminé en cul-de-sac au stade précédent, a continué de s'allonger d'arrière en avant et est venu s'ouvrir dans la cavité branchiale, tout près de l'orifice antérieur de la larve. A sa partie postérieure il s'ouvre dans la cavité cloacale, juste à l'endroit où celle-ci s'ouvre dans les deux sacs péribranchiaux.

Quatrième stade.

Pl. V, fig. 70 et 71.

La larve est encore renfermée dans l'organisme maternel, bien que la membrane péribranchiale maternelle qui la recouvre soit déjà rompue partiellement, rupture qui précède la mise en liberté de la larve dans le cloaque.

Elle porte à ce moment, de chaque côté, de nouvelles fentes branchiales, disposées sur une seule rangée étendue un peu obliquement de la région dorsale à la région ventrale.

Les coupes que nous décrivons ici vont de la partie antérieure à la partie postérieure de la larve, et sont un peu obliques par rapport au grand axe de la larve.

L'endostyle est toujours en partie dorsal, mais gagne la région ventrale. Les cellules qui constituent le sillon sont plus allongées que celles du reste de la vésicule branchiale, mais ne présentent pas encore de zones différenciées comme chez l'adulte ; les cils vibratiles n'ont pas encore fait leur apparition.

Les diverses parties du tube digestif sont un peu plus différenciées. On observe maintenant deux diverticules du tube primitif, l'un qui est le rudiment de l'*organe réfringent*, l'autre celui de l'*organe hépatique ;* l'estomac présente quelques bosselures, les deux courbures intestinales existent et l'intestin terminal a percé la membrane périviscérale, pour venir s'ouvrir dans la large cavité cloacale.

1° *Cavité péribranchiale.* — Cette cavité se montre maintenant complètement indépendante de la cavité branchiale qui lui a donné naissance ; elle ne communique plus avec elle que par les fentes branchiales. Cette séparation définitive provient de ce que la région œsophagienne du tube digestif s'est complètement isolée de la cavité cloacale ; la communication des stades antérieurs n'existe plus et dès lors le tube digestif se montre le prolongement direct du sac branchial, *l'un et l'autre n'ayant plus aucune communication avec les diverticules voisins.*

Les diverticules périviscéraux qui prolongent la cavité cloacale continuent également à s'étendre dans la région postérieure et ventrale, et leur paroi interne s'accole à toute la masse intestinale pour lui constituer une enveloppe complète.

Mais à ce stade encore, pas plus qu'aux précédents, il n'y a de démarcation entre la cavité péribranchiale et la cavité périviscérale, laquelle est refoulée par la masse intestinale ; celle-ci n'est que la continuation ininterrompue de la chambre péribranchiale, ainsi que le montre l'étude de la

série complète des coupes fournies par une même larve.

2° *Blastogénèse.* — L'épaississement que la membrane péribranchiale externe portait du côté droit de la larve continue à se développer pour constituer un jeune blastozoïde (Voir fig. 70 et 71, *Bl*).

La membrane péribranchiale porte aussi les traces d'un tel épaississement du côté gauche de la larve ; la blastogénèse s'annonce donc bilatérale chez la larve (Voir ch. V, § 1).

3° *Tube dorsal et système nerveux.* — Le tube dorsal s'ouvre encore dans la partie antérieure de la vésicule branchiale, tout près de l'orifice branchial externe.

La figure 73 du stade précédent est celle d'une coupe qui passe un peu au-dessous de la bouche ; elle montre la section *ov* du tube dorsal, toujours situé entre le ganglion et le sillon ectodermique qui réunit les deux orifices de la larve et s'ouvrant dans la vésicule branchiale; sa disposition est encore la même à ce moment.

Mais à ce stade, la communication postérieure que possédait le tube dorsal dans la cavité cloacale a disparu. On suit le tube sur sept coupes successives à partir de son ouverture antérieure dans le sac branchial, puis il se termine brusquement en cul-de-sac, précisément là où se produit la fusion des deux sacs péribranchiaux (fig. 70).

Dès lors il ne se présente plus qu'avec sa seule ouverture antérieure dans le sac branchial, ce qui pourrait immanquablement le faire considérer comme un diverticule antérieur de la vésicule branchiale, si les stades précédents ne nous avaient appris que son ouverture antérieure ne s'est établie que secondairement.

Il nous est impossible de reproduire ici la série des coupes qui permet de reconstituer l'état du tube dorsal à ce stade. Mais la figure 76 (Pl. VI) qui représente une coupe parallèle à l'enroulement de la corde chez un Botrylle un peu plus jeune, montre tout à fait la disposition qu'affecte le tube dorsal des *B. violaceus* au stade actuel, et ses rapports avec la

cavité péribranchiale et la cavité branchiale, si ce n'est que l'ouverture postérieure est oblitérée.

Le cordon nerveux ne présente pas de modifications importantes : sa partie antérieure est toujours logée dans une dépression de la paroi branchiale ; sa portion viscérale s'étend au-dessus de l'intestin jusqu'à la naissance de la queue, entre l'intestin et la membrane périviscérale ; enfin, sa portion caudale est toujours constituée par un petit tube, présentant quatre cellules sur les coupes transversales.

4° *Péricarde.* — Au stade précédent, le péricarde était un simple petit tube clos ; à ce stade, il présente sa paroi interne invaginée dans la cavité du tube, de sorte qu'il a deux cavités au lieu d'une seule : la première sans communication avec l'extérieur, limitée par le feuillet externe péricardique et le feuillet invaginé ; la deuxième limitée seulement par le feuillet invaginé et qui s'ouvre à l'extérieur par une fente étendue du côté interne sur toute la longueur de l'organe. La première sera la *cavité péricardique* de l'adulte, reste de la cavité péricardique de l'embryon ; la seconde constituera la *cavité cardiaque ;* le cœur se présente dans toute son étendue avec l'aspect qu'il a sur la coupe de la fig. 71, Pl. V, son ouverture tournée du côté de l'endostyle ; l'invagination de la paroi interne s'est opérée sur toute la longueur de l'organe et, par suite, c'est par une fente longitudinale que la cavité du cœur communique avec la cavité sanguine.

5° *Orifices de la larve.* — La larve possède encore deux orifices, l'un antérieur et l'autre postérieur, réunis par le sillon ectodermique dont nous avons déjà parlé.

Ces orifices ne sont pas de nouvelle formation, ce sont les mêmes que nous avons observés aux stades précédents ; une preuve en est dans la présence du même sillon ectodermique qui s'étend d'un orifice à l'autre. En second lieu, les rapports de l'orifice antérieur avec la cavité branchiale et l'ouverture du tube dorsal, ceux de l'orifice postérieur avec la cavité cloacale, sont absolument les mêmes qu'au stade précédent et confirment bien l'opinion que ces orifices

sont ceux que nous avons déjà observés précédemment.

Les figures 72 à 75 (Pl. VI) fournissent les indications les plus précises sur les orifices de la larve, leur situation et leurs rapports avec les autres cavités du corps.

Ces coupes ont été fournies par des larves de *B. violaceus* chez lesquelles les premiers stigmates ont fait leur apparition, le cœur est isolé de la vésicule endodermique qui l'a produit et le tube dorsal est encore ouvert à ses deux extrémités. Elles ont été pratiquées dans une direction perpendiculaire à l'enroulement de la corde dorsale, et de la partie antérieure à la partie postérieure de la larve.

A la partie antérieure de celle-ci, et sur la ligne médio-dorsale, on trouve un premier orifice *Ob*, dont les parois sont coupées un peu obliquement et sont par conséquent représentées par deux culs-de-sac sur la figure 73.

Ce premier orifice s'ouvre dans la cavité branchiale tout près de l'embouchure du tube dorsal.

Immédiatement derrière cette ouverture, la ligne médio-dorsale est occupée par le sillon ectodermique profond (*s*), qui se dirige vers la partie postérieure de la larve parallèlement au tube dorsal, au-dessus duquel il est situé, et tel que le représente la figure 74, où il est coupé un peu obliquement.

Puis, au niveau où les deux chambres péribranchiales viennent s'ouvrir l'une dans l'autre dans la région dorsale, ce sillon ectodermique se montre percé d'un orifice *Oc* qui met la chambre périviscérale en relation avec l'extérieur ; le sillon ne s'étend pas plus loin (fig. 73 et 75).

La larve communique donc à l'extérieur par deux orifices distincts, ne présentant aucun feston à l'extérieur et situés tous les deux sur la ligne médio-dorsale.

Ces deux orifices rappellent évidemment ceux qui existent à l'état permanent chez les *Appendiculaires*, ceux que Metschnikoff, Krohn, Kowalevsky et Kuppfer (*Ascidia mammillata*), V. Beneden et Julin (*Phallusia scabroïdes*) ont décrits chez diverses Ascidies simples et dont la durée n'est que transitoire chez ces espèces.

Les phénomènes que présentent les Botrylles, quant à ces deux orifices, sont loin d'être les mêmes que ceux qui ont été décrits par les naturalistes que je viens de citer. En premier lieu, ces orifices ne sont pas dorsaux-latéraux comme chez les Appendiculaires ou les Phallusies; ils sont situés à la suite l'un de l'autre sur la ligne médio-dorsale, c'est-à-dire qu'ils sont, l'un antérieur, l'autre postérieur;

2° Ils ne s'avancent jamais l'un vers l'autre pour se fusionner en un orifice unique, comme Kowalevsky, Krohn et V. Beneden l'ont vu chez les Ascidies simples; ils constituent les orifices définitifs de la larve.

Ces conclusions sont bien différentes, comme on le voit, de celles auxquelles sont arrivés, chez les Ascidies simples, les naturalistes que je citais tout à l'heure; aussi, avant de les formuler, ai-je multiplié les observations sur des larves à différents âges.

J'ai recherché aussi attentivement que possible ne fût-ce qu'un rudiment d'un troisième orifice, apparaissant alors que les deux premiers orifices branchiaux existent encore. J'ai recherché en vain la disparition de ces derniers ou leur rapprochement et leur fusion sur la ligne médio-dorsale, tels que V. Beneden et Julin les ont observés chez les Phallusies (Ph. scabroïdes); ces deux orifices ne m'ont jamais présenté de modifications dans leur forme ni dans leur position; chez les larves d'âges divers ils affectent toujours les mêmes rapports avec les organes voisins; *ils constituent donc bien les orifices définitifs de la larve.*

Une nouvelle preuve indirecte nous en est fournie par la comparaison de la larve avec les blastozoïdes. Chez ces derniers, nous avons trouvé à un moment donné (p. 29) :

1° Deux épaississements ectodermiques correspondant à deux petites évaginations de la membrane endodermique sous-jacente et situés sur la ligne médio-dorsale du bourgeon; l'un était antérieur et l'autre postérieur; c'étaient les deux orifices rudimentaires du blastozoïde. *Or ceux de la larve occupent exactement la même position;*

2° Les deux sacs péribranchiaux du jeune blastozoïde se fusionnent dans la région dorsale, au niveau même de l'ébauche de l'ouverture cloacale. *C'est également au niveau de l'orifice postérieur primitif que se produit la fusion des deux sacs péribranchiaux de la larve ;*

3° Chez le blastozoïde, le tube dorsal s'ouvre antérieurement dans la vésicule branchiale, tout au voisinage de l'orifice antérieur, et, postérieurement, dans la cavité cloacale au niveau de la fusion des deux cavités péribranchiales, au voisinage immédiat de l'orifice postérieur du blastozoïde : *Même disposition chez la larve.*

Les deux orifices primitifs de la larve présentent donc avec les organes voisins, vésicule branchiale, tube dorsal, cavité péribranchiale et cavité cloacale, absolument les mêmes rapports que ces organes présentent avec les deux orifices primitifs du blastozoïde qui, comme on le sait, constituent les orifices définitifs de l'adulte.

Il ne fait donc pas de doute que les orifices primitifs de la larve sont les homologues de ceux du blastozoïde et qu'ils sont, par conséquent, les orifices définitifs de la larve.

Comparaison entre l'organogénèse de la larve et celle du bourgeon. — 1° La cavité de segmentation de l'œuf devient la cavité entérique primitive de la larve. Ce sont deux diverticules latéraux de cette cavité qui constituent *la cavité péribranchiale*; ces deux diverticules s'ouvrent du côté dorsal, dans une cavité unique formée d'une portion de la vésicule primitive qui est restée indivise. Cette dernière est la *cavité cloacale.*

La cavité entérique primitive donne le *sac branchial* par sa partie antérieure; aux dépens de sa partie postérieure se constituent *toutes les parties du tube digestif.*

De son côté, la cavité cloacale prend un accroissement considérable dans la région postérieure sous forme de deux diverticules latéraux qui se moulent sur la masse intestinale. La cavité que limitent alors les deux feuillets de ces diverticules (*cavité périviscérale*) se trouve être la continua-

tion directe de la cavité péribranchiale; aucune membrane ne les sépare.

Le diverticule latéral que présente la membrane péribranchiale de la larve pour constituer le rudiment d'un nouveau blastozoïde isole, en se séparant, une portion de la cavité péribranchiale du parent; et, comme celle-ci n'est elle-même qu'une partie de la cavité entérique de la larve, il en résulte, qu'en définitive, la vésicule endodermique de chacun des blastozoïdes d'une même colonie, dérive de la cavité entérique de la larve. c'est-à-dire de la cavité de segmentation de l'œuf.

De la cavité entérique du blastozoïde, s'isolent, de même que chez la larve, deux diverticules latéraux qui vont constituer, en se séparant complètement de la vésicule endodermique, *la cavité péribranchiale,* à la partie antérieure. A sa partie postérieure, la vésicule primitive du blastozoïde envoie de même deux diverticules postérieurs qui forment la *cavité périviscérale*; et, de même que chez la larve, il reste une portion dorsale indivise de la vésicule primitive dans laquelle s'ouvrent les deux sacs péribranchiaux et les diverticules périviscéraux et qui constitue la *cavité cloacale*. Enfin, chez l'un et l'autre, le tube digestif est le prolongement direct du sac branchial; sa région œsophagienne s'est séparée progressivement de la future cavité cloacale, tandis que son extrémité postérieure se coiffait de la membrane périviscérale.

Une fois la cavité entérique primitive constituée, le processus de formation du sac branchial, de l'intestin et des différentes autres cavités est donc identique chez l'oozoïde et chez le blastozoïde.

Tube dorsal. — Chez l'oozoïde comme chez le blastozoïde, le tube dorsal est d'abord *un diverticule de la vésicule entérique primitive*. Ce tube s'interpose entre l'ectoderme et le cordon nerveux et *va s'ouvrir dans la cavité branchiale*, au voisinage du siphon branchial; puis il perd sa communication postérieure, cesse de croître et devient par suite de plus en plus court relativement aux dimensions de l'animal. Il se

présente dès lors *comme un diverticule de la cavité branchiale.*

Système nerveux. — Il dérive d'un épaississement ectodermique suivi d'invagination chez la larve ; le tube perd bientôt sa lumière, excepté dans la région caudale, tandis que la partie antérieure de ce tube se dilate et se différencie pour former les vésicules des sens.

Le système nerveux du blastozoïde est de même situé au dessous du tube dorsal. Il ne dérive pas de ce dernier. Je suis plutôt porté à croire qu'il est constitué par un filet venant du blastozoïde progéniteur (ch. IV, § 6).

Dans le bourgeon, rien ne rappelle la vésicule des sens, la corde dorsale ni les papilles adhésives des larves.

Péricarde et cœur. — Le péricarde se forme, chez la larve comme chez le blastozoïde, à l'aide d'un diverticule ventral de la vésicule primitive, qui prend naissance en même temps que les deux diverticules latéraux qui constituent la cavité péribranchiale.

Ce diverticule s'isole en un petit tube allongé, dont la paroi interne s'invagine peu à peu sur toute sa longueur et donne naissance à deux cavités, l'une qui est la cavité cardiaque et qui reste en relation avec la cavité sous-ectodermique par la fente d'invagination ; l'autre, complètement close, qui est le péricarde proprement dit.

CHAPITRE IV

ORGANOGÉNÈSE. — RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET HISTORIQUE.

§ 1. — Vésicule branchiale.

Elle dérive de cette portion antérieure de la vésicule primitive qui s'est séparée des deux sacs péribranchiaux (Metschnikoff (*61*) et Della Valle (*11*). Son ouverture, de même que l'ouverture cloacale, se constitue par une extroflexion de sa paroi antérieure ; cette paroi s'épaissit, se soude à l'ectoderme ; puis il se produit une résorption des deux parois en contact, ce qui amène une ouverture (4e et 5e stades, Pl. II et III).

Il n'y a donc pas d'invagination profonde de l'ectoderme, telle que celle que Kowalevsky (*44*) a décrite chez les Phallusies et V. Beneden (*95*) chez la Claveline. L'ectoderme ne joue qu'un rôle extrêmement faible dans cette production des ouvertures, surtout chez les bourgeons, qui sont dépourvus du sillon ectodermique médio-dorsal, au fond duquel se forment les deux orifices chez les larves (pag. 82, fig. 73 à 75, Pl. VI).

Les deux sillons qui ont isolé la cavité branchiale ne sont pas aussi étendus que l'ont cru Metschnikoff et Della Valle ; à aucun moment, ils ne divisent la vésicule primitive en trois autres complètement indépendantes. Je renvoie pour cette question à l'étude de la cavité péribranchiale, dont l'évolution est intimement liée à celle de la vésicule branchiale.

Les fentes branchiales se forment par le procédé déjà décrit par Kowalevsky et Della Valle ; la membrane péribranchiale interne s'épaissit en certains points correspondant à des épaississements semblables de la membrane branchiale ; ces épaississements correspondants se creusent d'une petite ouverture centrale qui s'agrandit progressivement et s'allonge.

Des replis internes de la membrane branchiale, disposés

sur trois doubles rangées, engendrent les languettes dorsales que Lahille (*58*) a décrites chez ces animaux.

L'endostyle n'apparaît pas dans un âge aussi avancé que le dit Della Valle ; les jeunes bourgeons décrits au stade IV (fig. 15 à 27, Pl. II) présentent déjà l'extroflexion de la paroi ventrale du sac branchial qui engendrera le sillon endostylaire. Ce qui est vrai, c'est que ce sillon, qui apparaît de très bonne heure, ne se différencie qu'assez tard en différentes zones de cellules glandulaires. Ces zones ayant été décrites chez l'adulte par Della Valle (*10*), Herdmann (*28*) et Lahille (*58*), je renvoie aux figures qu'en ont données ces auteurs.

§ 2. — Tube digestif.

Le tube digestif est produit par la partie postérieure de la vésicule primitive, ainsi que l'ont vu Metschnikoff (*61*) et Della Valle (*11*), mais par un processus bien différent de celui qu'ont décrit ces naturalistes.

D'après eux, deux sillons auraient détaché complétement de la vésicule primitive deux diverticules latéraux, qui seraient devenus libres de la partie antérieure à la partie postérieure du bourgeon. La partie postérieure de la vésicule médiane restante se serait différenciée en tube digestif, tandis que la partie antérieure produirait le sac branchial. Della Valle représente (fig. 36, pl. III de son Mémoire), un bourgeon ainsi constitué.

Les phénomènes sont plus complexes : en même temps que les deux sillons antérieurs isolent les sacs péribranchiaux, deux sillons postérieurs divisent de leur côté cette partie de la vésicule primitive en trois : une médiane, destinée à former le tube digestif et deux latérales, future cavité périviscérale. (*Voir la fig. schématique de la page 30.*)

Les sillons antérieurs et les sillons postérieurs s'avançant progressivement vers la région moyenne de la vésicule primitive, isolent donc simultanément, les uns le sac branchial, les autres le tube digestif; et il y a par suite, dans cette ré-

gion moyenne de la vésicule primitive, une partie encore indivise à un moment donné (*Vcl*, fig. de la page 30), communiquant d'une part avec les sacs péribranchiaux et le sac branchial, d'autre part avec le tube digestif et les diverticules périviscéraux ; puis enfin les deux sillons postérieurs se rejoignent complètement, mais en séparant ce qui reste de la vésicule primitive (*Vcl*, fig. de la page 30) seulement en deux parties : une portion dorsale (*future cavité cloacale*) et une ventrale qui est la portion œsophagienne du tube digestif; et la dernière communication de la cavité digestive avec la cavité cloacale disparaît ainsi.

Les figures 48 à 50 (Pl. II) — 23 à 26 (Pl. IV) montrent très clairement le processus, ainsi que la figure schématique de la page 30.

La vésicule primitive, à aucun moment, n'est complétement divisée en trois sacs indépendants, comme le représente Della Valle. D'ailleurs l'histoire du développement du tube digestif est intimement liée à celle de l'évolution des cavités péribranchiale et périviscérale : je renvoie donc à l'étude de ces dernières pour de plus amples détails.

§ 3. — Organe réfringent.

Nous avons vu précédemment l'*organe réfringent* s'annoncer comme un diverticule du tube digestif. J'ai apporté spécialement mon attention sur le développement de cet organe, parce que récemment ses relations avec le tube digestif ont été niées par Roule (*78*).

En poussant des injections chez des Ciones, Roule a vu que l'appareil réfringent communiquait non pas avec le tube digestif, mais avec le cœur ; par suite, il repousse l'opinion de Della Valle qui a vu l'organe se développer aux dépens du tube digestif, et revient à celle de Kuppfer (*52*), qui considère l'organe réfringent comme une portion de l'appareil vasculaire (*Molgula et Ciona*).

L'étude du développement de cet organe chez les blastozoïdes et chez les larves des différentes espèces auxquelles je

me suis adressé, m'a montré toute l'exactitude des recherches de Della Valle.

Au stade V (pag. 40 et 56), on observe un très léger diverticule du tube digestif, tout au voisinage du renflement qui va donner l'estomac.

Un peu plus loin, ce diverticule se bifurque et chacune des branches s'allonge en émettant des rameaux à son tour; l'ensemble finit par constituer, dans la suite, un réseau sur toute la partie terminale de l'intestin.

H. Milne Edwards (*63*) chez les Botrylloïdes, et, plus tard, Giard (*21*) et Della Valle (*10*) chez les autres Ascidies composées, ont fort bien vu tous ces petits tubes, divisés dichotomiquement, se réunir en deux troncs d'abord, puis en un seul qui débouche dans l'intestin, près du pylore; l'ouverture de ce tronc n'est pas dans l'estomac même, mais à la base de ce cæcum stomacal que quelques auteurs, et Lahille (*58*) en particulier, ont appelé le *cæcum hépatique* et dont l'extrémité renflée est située dans le voisinage de l'anse intestinale antérieure.

La membrane périviscérale, qui entoure non seulement l'intestin, mais se moule encore étroitement sur toutes les annexes du tube digestif, enveloppe aussi le cæcum hépatique et l'organe réfringent, et forme une sorte de pédicule étroit à la base de ces deux organes ; ce pédicule rappelle, bien qu'ayant une structure moins complexe, celui que récemment de Lacaze-Duthiers et Delage (*54*) ont décrit chez les Cynthiadés.

On ne sait rien de précis sur le rôle de l'organe réfringent; vu sur le vivant, il paraît réfringent, ce qui l'a fait désigner par Giard sous le nom que je lui donne ici; je lui conserve cette dénomination puisqu'elle a l'avantage de ne rien préjuger de la fonction de cet organe, sur laquelle on n'est encore réduit qu'à des hypothèses.

Sa véritable nature ne se déterminera qu'autant qu'on arrivera à connaître le liquide contenu dans les tubes terminaux; jusqu'à présent, on s'est contenté d'hypothèses basées sur la position de l'organe et les plus ou moins grandes

ressemblances qu'il présente avec d'autres organes mieux connus chez des groupes voisins, tels que les tubes de Malpighi, par exemple.

Sans vouloir ici trancher la question de la nature de cet organe, j'ai cherché si la structure de ses tubes chez des animaux de différents âges ne peut pas fournir quelques indications sur leur fonction encore si obscure.

Chez les blastozoïdes qui ont à peu près la taille de l'adulte, mais qui ne communiquent pas encore avec l'extérieur et qui, par conséquent, reçoivent leur nourriture de l'individu progéniteur, les tubes se terminent en petits culs-de-sac à peine renflés ; les cellules des parois sont globuleuses, presque cubiques, avec un noyau qui remplit à lui seul presque toute la cellule.

Mais quand le blastozoïde communique à l'extérieur et qu'il est entré en activité fonctionnelle, les extrémités des tubes se montrent renflées en petites vésicules ; les cellules des parois sont très aplaties, à tel point que sur une coupe transversale, on n'en trouve souvent que deux ou trois avec un petit noyau.

Ces cellules ne sont jamais ciliées, comme celles que Chandelon (*6*) a décrites chez les Pérophores. Ni les Botrylles ni les Botrylloïdes ne possèdent le réservoir terminal qu'a signalé Kowalevsky (*44*).

Della Valle n'a jamais rien vu de semblable non plus ; il n'y a absolument que de petites vésicules claires, presque accolées aux parois de l'intestin, qui terminent chacune l'un des tubes.

Le contenu de l'ampoule est clair, ainsi que l'a déjà vu Della Valle, et ne prend pas les matières colorantes ; on n'y observe ni concrétions ni déchets épithéliaux ; la fonction d'un rein se trouve par cela même exclue.

D'ailleurs, Krohn chez les Phallusies, Kuppfer chez les Molgules et plus tard Giard chez diverses espèces d'Ascidies, ont vu un rein coexister avec l'organe réfringent.

Deux seules hypothèses restent à faire par suite sur les

fonctions de cet organe : Les tubules sécrètent un produit qui se déverse dans l'intestin pour servir à la digestion ; ou, inversement, ils reçoivent les produits de la digestion pour les laisser filtrer à travers leurs parois et se mélanger aux corpuscules sanguins, très nombreux autour des tubules.

Examinons chacune de ces hypothèses avec les considérations embryogéniques ou histologiques qui les confirment ou les infirment.

1° Chandelon (*6*) (Salpes, Pérophores) et Della Valle (*10*) (Ascidies composées) considèrent l'organe comme une glande digestive, d'abord à cause de son mode de développement qui rappelle celui du foie des Vertébrés. Pour Chandelon, ce ne peut être un organe hépatique, parce que C. Vogt en a décrit un nettement caractérisé chez les Salpes, en même temps qu'un organe réfringent. Semblable observation a été faite par Giard chez les Botrylles.

En procédant ainsi par exclusion, Chandelon conclut à une glande digestive dont il ne précise pas la nature, et Della Valle en fait un organe *hépato-pancréatique.*

2° Nous avons vu précédemment qu'en passant à l'état adulte, l'épithélium primitivement globuleux des ampoules terminales, se transforme en un épithélium presque plat, c'est-à-dire qu'il s'éloigne considérablement de la forme habituelle des épithéliums glandulaires qui sont toujours cylindriques ou plus ou moins globuleux ; c'est du moins la distinction généralement admise aujourd'hui, et les auteurs qui, par exemple, considèrent l'épithélium plat des canalicules rénaux des Vertébrés comme de nature glandulaire, sont de moins en moins nombreux.

Aussi la forme très aplatie qu'affectent les cellules des ampoules terminales de l'organe réfringent, me fait-elle douter de la nature glandulaire de ces cellules. D'autant plus qu'elles ne présentent jamais, à aucun moment, un protoplasme granuleux comme celui qu'on observe dans toutes les cellules vraiment sécrétrices, lorsqu'après avoir laissé échapper leurs produits elles entrent de nouveau en activité.

Je suis plutôt porté à croire que l'épithélium des ampoules ne sécrète rien, et qu'il se charge simplement d'absorber les produits de la digestion qui sont assimilables et qui n'ont pas été pris par les parois de l'intestin. Ces produits quitteraient ensuite la cellule pour aller se mélanger au sang, dont les corpuscules sont précisément extrêmement nombreux autour des ampoules terminales.

Bien que l'absorption puisse s'effectuer sur toute l'étendue de l'intestin, puisqu'en réalité celui-ci est situé tout entier dans un véritable sinus sanguin, elle serait néanmoins dévolue à un organe spécial, *un véritable appareil chylifère.*

C'est l'opinion qu'Huxley (*38*) a émise en 1851, sans qu'il l'ait appuyée toutefois sur des considérations histologiques, et à laquelle il me paraît logique de revenir.

Il est à peine besoin de faire remarquer qu'en raison de la faiblesse de leur taille, les Botryllidés ne se prêtent nullement à des recherches sur la véritable nature chimique du liquide que renferment les tubules, et que si ces recherches sont possibles, ce ne peut être que sur des Ascidies simples.

Je n'ai entendu apporter ici que quelques remarques histologiques pouvant un jour aider à éclaircir la question.

§ 4. — Cavité péribranchiale.

Aux stades II, III et IV (Pl. I à IV), nous avons vu cette cavité se former, chez les bourgeons des Botrylles et des Botrylloïdes, aux dépens de la vésicule endodermique primitive : deux sillons latéraux détachent de celle-ci deux vésicules qui s'étendent peu à peu tout autour de la vésicule médiane ou branchiale et l'entourent complètement, excepté dans la région dorsale antérieure et la région ventrale, au niveau de l'endostyle. C'est le même processus que j'ai observé chez les larves (pages 70 et 76).

Metschnikoff et Della Valle, chez les bourgeons des Botrylles, ont également vu la cavité péribranchiale se constituer par

deux diverticules latéraux de la vésicule primitive et je ne fais donc ici que confirmer les observations de ces deux naturalistes. — Toutefois, leurs observations présentent des lacunes en ce qui concerne d'autres diverticules postérieurs de la vésicule primitive qui restent en communication avec les diverticules péribranchiaux et constituent dans la suite la cavité périviscérale. Metschnikoff et Della Valle ont confondu ces deux cavités qui, bien qu'en communication, se forment indépendamment l'une de l'autre aux dépens de la vésicule primitive. Nous reviendrons sur ce point à propos de la cavité périviscérale.

Metschnikoff (*61*) dit également que les deux sillons séparent trois sacs ovoïdaux *parfaitement fermés et indépendants*. Or les deux diverticules latéraux ne sont indépendants que dans la région antérieure du bourgeon. Dans la région moyenne, au stade III, ils communiquent encore du côté ventral avec un reste de la vésicule centrale primitive qui constitue la future cavité cloacale et avec les deux diverticules postérieurs de celle-ci, qui engendrent la cavité périviscérale. Au stade suivant et à l'état adulte, ils sont séparés de la vésicule branchiale, mais ils s'ouvrent toujours postérieurement dans la future cavité cloacale.

Pour se rendre compte exactement de la disposition relative des différentes cavités du corps, j'ai reproduit (page 30) une figure schématique construite d'après l'ensemble des coupes des planches II et III. Elle représente un jeune bourgeon de *Botryllus Violaceus* dont toutes les cavités communiquent encore les unes avec les autres (deuxième et troisième stades).

Les deux diverticules péribranchiaux s'ouvrent dans une cavité dorsale *Vcl qui n'est autre chose que la portion dorsale et moyenne de la vésicule primitive qui est restée indivise et n'a pris aucune part à la formation des différents diverticules*; c'est la paroi externe de cette cavité qui se percera pour former l'ouverture cloacale; elle constitue la *cavité cloacale embryonnaire*.

Dans sa partie postérieure débouchent les *deux diverticules*

périviscéraux pv, qui se sont isolés de la portion terminale de la vésicule primitive, en même temps que les sacs péribranchiaux se développaient antérieurement.

Enfin, le sac médian constitue en avant le futur sac branchial *Vb*, le tube digestif par sa partie postérieure.

L'ensemble est comparable à un sac en forme d'*x*, à cheval sur un autre, rectiligne. Mais la particularité la plus importante de l'évolution de ces sacs et qui a échappé à Metschnikoff et à Della Valle, c'est que pendant une longue partie de la période embryonnaire du blastozoïde, la future cavité cloacale *Vcl* (branche transversale de l'*x* sur la figure schématique) s'ouvre, du côté ventral, dans le sac médian. Cette communication, très large aux premiers stades, se rétrécit progressivement, et ne constitue bientôt plus qu'une sorte de petit siphon qui relie la face dorsale du sac médian à la face ventrale du sac cloacal (Bourgeons des *Botrylles*, p.27 et bourgeons des Botrylloïdes, p. 45). C'est un bourgeon de cet âge que représente la figure schématique de la page 30. Le court siphon ne peut être reconnu que sur des coupes (fig. 23 à 26, pl. II; 49 et 50, pl. IV) et non sur des bourgeons entiers, en raison de sa situation entre le sac dorsal et le sac médian.

Le tube digestif est déjà très allongé, que cette communication existe encore (Pl. II et IV).

Cette communication finit par s'étrangler complètement; *c'est la portion œsophagienne du tube digestif* qui se sépare ainsi en dernier lieu du reste de la vésicule primitive (fig. 80, pl. VII).

En d'autres termes, la portion antérieure de la vésicule primitive s'est divisée en trois (sac branchial et deux sacs péribranchiaux); sa partie postérieure s'est également divisée en trois (tube digestif et deux sacs périviscéraux). Mais la partie moyenne de la vésicule primitive ne s'est divisée qu'en deux : une ventrale, qui constitue la région œsophagienne du tube digestif; une dorsale, dans laquelle débouchent constamment les diverticules antérieurs et postérieurs (cavité cloacale).

Or, à chacun des stades que nous avons étudiés en détail, non seulement chez les bourgeons de diverses espèces, mais encore chez les larves, nous avons toujours constaté l'existence de cette cavité cloacale, dans laquelle débouchent toujours les diverticules péribranchiaux et périviscéraux.

A aucun moment la vésicule primitive n'est donc complètement divisée en trois sacs distincts comme le disent Metschnikoff et Della Valle. La fig. 36, pl. III, du mémoire de Della Valle (*11*) où il représente un bourgeon constitué par trois cavités absolument indépendantes, est évidemment le résultat d'une erreur d'observation. La figure 33 du même mémoire, où les deux sacs péribranchiaux s'ouvrent dans la cavité cloacale, est plus exacte et se rapproche de celle que je donne moi-même à la page 30. Mais mes observations sur l'évolution de la cavité cloacale diffèrent profondément, comme on le voit, de celles de Della Valle et de Metschnikoff. C'est pour n'avoir étudié que des stades épars, que ces naturalistes ont été amenés à dire que les deux sacs péribranchiaux, après s'être complètement isolés de la vésicule primitive, se rejoignent sur la face dorsale, dans la région moyenne du bourgeon, et finissent par se fusionner sur une certaine étendue pour constituer la cavité cloacale.

Le véritable processus du développement des différentes cavités a donc complètement échappé à ces deux naturalistes : la cavité cloacale, le tube digestif, les sacs péribranchiaux ne se constituent pas comme ils l'ont observé ; en outre aucun d'eux n'a signalé l'existence des diverticules périviscéraux. Della Valle qui a décrit la cavité périviscérale de l'adulte sous le nom de *cavité péritonéale* n'en a pas étudié l'origine.

Les deux sacs péribranchiaux ne sont indépendants, comme on le voit, que dans la partie antérieure du bourgeon. Leur feuillet interne est accolé à la paroi de la vésicule branchiale et l'autre à l'ectoderme, *de sorte que les deux feuillets de la cavité péribranchiale sont tous deux d'origine endodermique ;* l'ectoderme n'envoie même pas de diverticule à la rencontre du feuillet endodermique pour former les

ouvertures du bourgeon, c'est ce dernier feuillet au contraire qui envoie une extroflexion jusqu'au contact de l'ectoderme; celui-ci s'incurve à peine et l'ouverture se forme au point de contact (fig. 25, pl. II; fig. 40 et 41, pl. III).

Chez les larves, les deux ouvertures se forment par un procédé tout à fait analogue; mais elles naissent au fond du long sillon ectodermique qui s'étend dorsalement d'une ouverture à l'autre. Par suite, si on examine seulement les coupes qui passent par l'ébauche de l'ouverture (fig. 73 à 75, pl. VI), on reconnaît en effet une invagination ectodermique profonde qui paraît prendre une part dans le développement de la cavité péribranchiale.

Mais la suite des coupes montre bien que cette invagination épidermique n'est que le sillon qui réunit les deux ouvertures primitives, sillon qui existe avant que celles-ci ne soient formées (fig. 66 à 69, pl. V), et qui ne prend part qu'à la constitution du siphon branchial et du siphon cloacal.

La membrane endodermique vient se mettre en contact avec le fond du sillon et l'ouverture se forme par le même processus que chez le bourgeon (fig. 72 et 75, pl. VI).

L'origine de la cavité péribranchiale chez les Botryllidés diffère profondément de celle que Kowalevsky (*44*) lui attribue chez les A. simples. Il a décrit, comme on le sait, chez la Phallusie, deux invaginations ectodermiques profondes, dont la paroi interne s'accole à celle de la vésicule branchiale, d'où il résulte que *les deux feuillets de la cavité péribranchiale sont de nature ectodermique*.

V. Beneden et Julin, dans leurs *Recherches sur la morphologie des Tuniciers* (*95*), ont trouvé que le *feuillet externe péribranchial seul était ectodermique*, *l'interne endodermique* (Claveline).

Pour ces deux auteurs, l'ectoderme envoie deux diverticules profonds, ainsi que l'a décrit Kowalevsky, mais les deux diverticules se mettent en rapport avec deux extroflexions de la vésicule endodermique centrale et ce *sont les parois de celles-ci seules qui s'accolent à la membrane branchiale;* les

diverticules ectodermiques forment le feuillet péribranchial externe, et les fentes branchiales se trouvent par conséquent percées à travers *deux parois endodermiques*. Bien que Maurice ait décrit un semblable processus chez les *Fragaroïdes aurantiacum*, ce que j'ai vu chez les bourgeons et les larves des Botrylles, où les deux feuillets de la cavité péribranchiale sont en entier de nature endodermique, ne me fait admettre qu'avec réserve le processus décrit par ces naturalistes. Surtout que Della Valle (*11*) a repris les observations de Kowalevsky sur les A. simples et en particulier sur l'*Asc. mentula*, et a nié l'exactitude du processus décrit par le naturaliste russe. Della Valle n'a vu que deux petites introflexions très légères de l'ectoderme aller à la rencontre de deux extroflexions correspondantes de l'endoderme pour constituer les ouvertures; le sac péribranchial tout entier est d'origine endodermique.

C'est ce que Kowalevsky a vu lui même chez le bourgeon des Pérophores (*46*), c'est ce que j'ai trouvé moi-même chez des bourgeons d'*A. proliferum* et de *Circinalium concrescens*.

Les différences anatomiques sont de si minime importance entre les A. simples et les A. composées, qu'on ne s'explique pas que la cavité péribranchiale des premières soit d'origine ectodermique, tandis que celle des A. composées serait de nature endodermique; et encore moins que l'un des feuillets soit ectodermique et l'autre endodermique, comme le veulent V. Beneden et Maurice.

Existe-t-il chez les larves de la Claveline et des Fragaroïdes un sillon analogue à celui qui réunit les deux ouvertures primitives chez les Botrylles ?

Il est à remarquer que V. Beneden et Maurice n'en parlent pas. La coupe transversale d'un tel sillon au niveau de chacune des ouvertures, présente bien l'aspect d'une invagination profonde de l'ectoderme, qui se continue par le feuillet endodermique (*Oc*, fig. 72, pl. VI); à elle seule, cette coupe laisse croire que l'ectoderme et l'endoderme entrent pour moitié dans la formation de la cavité. Mais comme je l'ai

dit déjà, c'est une interprétation à laquelle on ne s'arrête pas, si l'on suit les coupes voisines qui montrent bien que la profonde invagination épidermique n'est autre chose que le sillon qui réunit l'ouverture cloacale à l'ouverture buccale (fig. 66 à 76); chez les larves, l'ectoderme ne prend réellement part qu'à la constitution du siphon.

On ne peut guère admettre, étant données les relations anatomiques étroites entre les A. simples et les A. composées, que l'origine de la cavité péribranchiale soit différente chez les deux groupes et les observations de Della Valle sur l'*Asc. mentula* me paraissent plus vraisemblables que celles de Kowalevsky.

Si Van Beneden, Kowalevsky et Della Valle s'accordaient à trouver chez les A. simples une origine ectodermique à la cavité péribranchiale, on pourrait supposer que l'apparition de la faculté blastogénétique ait modifié le processus primitif du développement de cette cavité. Mais ces trois naturalistes ont émis chacun une opinion différente à propos des A. simples. En face de toutes ces observations diverses il serait fort à désirer que de nouvelles recherches puissent définitivement fixer la question.

§ 5. — Cavité périviscérale; sa signification.

Cette cavité est constituée par les deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive; ils s'étendent progressivement autour du tube digestif et le suivent dans ses différentes courbures, tandis que leur feuille externe s'accole à l'ectoderme; peu à peu, ils se rapprochent beaucoup l'un de l'autre sur la face ventrale et sur la face dorsale, mais toutefois sans se souder, et laissent ainsi entre eux des intervalles qui constitueront des sinus sanguins. L'extrémité de l'intestin finit par percer la paroi interne dont il s'est coiffé et débouche dès lors dans le cloaque (fig. 80, pl. VII). En outre, en se recourbant deux fois et en entraînant dans son mouvement la paroi interne des sacs, l'intestin détermine

la formation de véritables replis qui le fixent aux parois du corps à la façon d'un mésentère.

Les intervalles compris entre les replis des sacs forment encore autant de sinus sanguins.

La cavité périviscérale ainsi constituée par ces deux sacs se trouve être la continuation directe de la véritable cavité cloacale et de la cavité péribranchiale, d'après ce que nous a montré l'étude des stades successifs. Cette disposition est la même chez l'adulte.

En effet, si chez des Botrylles ou des Botrylloïdes adultes on pratique des coupes perpendiculairement à la longueur du corps, et que l'on étudie la série des coupes fournies par un individu tout entier, on voit la cavité péribranchiale se continuer, sans aucune interruption, de la région antérieure jusqu'à la partie postérieure du corps, de la même manière que chez tous les jeunes blastozoïdes. La membrane interne de cette cavité, après s'être étendue sur tout le sac branchial comme nous l'avons vu, se continue sans interruption autour de l'œsophage et de tout le reste du tube digestif. Il n'y a aucune démarcation entre la cavité péribranchiale située à la partie antérieure du corps, la cavité cloacale dans laquelle s'ouvre l'intestin et les deux diverticules postérieurs dont la paroi interne s'est accolée au tube digestif (*voir fig. schématique de la page 30*). C'est à l'ensemble de la cavité cloacale *Vcl* et des deux sacs *pv* qu'on peut appliquer la dénomination de *cavité périviscérale*.

Entre ces cavités il n'y a aucun plancher comme celui que Kuppfer (*52*) a décrit chez les Ciona.

On trouve seulement, dans la portion péribranchiale, un certain nombre de petits canaux très fins dont les parois sont constituées par de petites cellules aplaties, ressemblant à celles qui constituent la membrane péribranchiale. Ces canaux s'étendent de la paroi péribranchiale interne à la membrane péribranchiale externe et permettent ainsi le passage du sang de la cavité sous-ectodermique dans les cavités plus profondes.

Ce sont les canaux que Della Valle a appelés « canaux anastomotiques » et qu'il a été le premier à observer chez les adultes. Nous les avons vus se développer tardivement comme de petits diverticules de la paroi péribranchiale externe, alors que le blastozoïde avait déjà atteint la moitié de la taille de l'adulte.

Il est à remarquer que du côté interne, ces canaux se détachent de la membrane péribranchiale au niveau même des espaces interstigmatiques.

Dans la partie moyenne et postérieure du corps, il existe de même des sinus sanguins, mais beaucoup plus importants que les précédents et qui sont constitués, comme je l'ai dit, par le rapprochement des parois des sacs périviscéraux ; ils ont pour objet, non seulement de permettre le passage du sang de la cavité sous-intestinale dans la cavité sous-ectodermique, mais leurs parois constituent des attaches solides qui fixent le tube digestif aux parois du corps et le maintiennent en place.

Dans toutes les coupes que j'ai examinées, j'ai toujours trouvé trois de ces replis de la membrane périviscérale qui fixent l'anse intestinale antérieure.

Un quatrième, très large, se trouve au niveau de l'estomac.

Enfin, deux autres maintiennent l'intestin terminal ; l'un d'eux s'anastomose avec le quatrième.

Ce sont là autant de canaux qui permettent au sang dans lequel baigne l'intestin de se répandre à la périphérie, dans la cavité sous-ectodermique, ou inversement.

La disposition est la même chez les Botrylles et chez les Botrylloïdes.

Nous ne saurions trop insister sur l'absence de séparation entre la cavité péribranchiale et la cavité cloacale, même chez les ascidiozoïdes adultes, et pour plusieurs raisons : d'abord parce que Della Valle n'a pas parlé du tout de la continuité de ces deux cavités et qu'il laisse plutôt croire qu'elles sont complètement distinctes l'une de l'autre. Mais ce qui est plus important, c'est que cette disposition

éloigne les Botryllidés d'abord des Ascidies simples (Ciona) qui possèdent d'après Kuppfer une membrane séparant complètement les deux cavités, et en outre des Ascidies composées à forme polyclinienne.

En effet, les recherches faites sur les formes à prolongement postabdominal ou à stolons (*Amaroucium proliferum*, Kowalevsky; *Clavelina Rissoana*, V. Beneden et Julin; larves de *Fragaroides*, Maurice), ont montré que la vésicule endodermique primitive envoie, dans sa partie postérieure, deux petits diverticules symétriques qui se fusionnent bientôt, s'allongent pour former le postabdomen du nouvel individu et finissent par s'isoler complètement du sac branchial. C'est à ce prolongement que Van Beneden a appliqué la dénomination de « *tube épicardique*» à cause de sa position sur la face interne du cœur. »

Ce tube épicardique, dans sa marche descendante, passe le long du tube digestif, mais sans jamais lui constituer un revêtement complet comme en possède le tube digestif des Botryllidés; c'est ce tube qui se segmente plus tard pour donner de nouveaux individus, c'est-à-dire qu'il constitue l'organe essentiel de la blastogénèse.

Sa disposition, comme on le voit, est loin de rappeler une des cavités du corps des Botrylles. Il était intéressant de rechercher toutefois si les deux diverticules périviscéraux qui recouvrent tout l'intestin chez les Botryllidés ne sont pas les homologues du tube épicardique des Clavelines, des Pérophores et des autres Ascidies à long pédoncule postabdominal?

Disons d'abord que chez des bourgeons d'*Amaroucium proliferum*, de *Circinalium concrescens* (Giard), de *Perophora Listeri*, de *Clavelina Rissoana*, je suis arrivé identiquement aux mêmes résultats que Kowalevsky (*45*) (*Am. proliferum*) et que Van Beneden et Julin (*95*) (*Clavelina Rissoana*) à propos de l'origine du tube épicardique ; ce tube résulte bien de la réunion de deux petits diverticules qui naissent à droite et à gauche du sac branchial et qui s'isolent complètement

de celui-ci à un moment donné. Le péricarde se détache de l'extrémité postérieure de ce tube chez les bourgeons de Circinalium, d'Am. proliferum et aussi chez ceux des Clavelines d'après V. Beneden et Julin.

Chez les Botryllidés, si on se contente d'étudier l'organisation des oozoïdes et des blastozoïdes adultes, il n'est pas possible de conclure à l'homologie de l'une de leurs cavités avec le sac épicardique.

Il n'en est pas de même si on se reporte aux premiers stade de l'évolution des différents diverticules de la vésicule primitive.

Au second stade (fig. 6 et fig. 50 à 53, pl. I et IV) nous avons vu la vésicule primitive engendrer à sa partie postérieure deux diverticules (*Ep*), un droit et l'autre gauche, tandis qu'à sa partie antérieure s'isolaient les deux sacs péribranchiaux. Ce sont les mêmes processus qui s'observent à l'origine chez les Pérophores, les Clavelines et les Polyclinidés (*Am. proliferum* et *Circinalium*).

Seulement, chez ces derniers les deux diverticules s'isolent complètement de la vésicule branchiale et des sacs péribranchiaux et, après s'être réunis, s'allongent considérablement dans tout le pédoncule ; chez les Botryllidés, ces deux diverticules, s'allongent séparément vers la partie postérieure du bourgeon et restent en communication à leur autre extrémité avec la partie de la vésicule primitive qui deviendra le cloaque ; ils sont arrêtés dans leur développement postérieur par l'intestin qui se recourbe en avant de très bonne heure et repousse devant lui ces deux diverticules.

Ces deux diverticules commencent à être refoulés par l'intestin, même avant qu'ils ne se soient complètement séparés du sac médian branchio-intestinal (*Ep*, fig. 18 et fig. 50 à 53, pl. II et IV).

Ces deux diverticules postérieurs des Botryllidés ont donc, la même origine et, primitivement, la même position que les deux diverticules primitifs qui constituent le tube

épicardique : *les uns et les autres sont homologues.*

Chez les Polyclinidés, les Pérophores et les Clavelines, le tube digestif, lui-même très allongé, ne s'est pas opposé au développement du tube épicardique jusqu'à l'extrémité du pédoncule ou du stolon ; au contraire, la double anse du tube digestif des Botryllidés s'est coiffée de bonne heure de ces diverticules et s'est opposé à leur allongement postérieur ; d'autre part, ces diverticules ne se sont jamais séparés complètement de la partie de vésicule primitive qui les a engendrés et qui devenue la *cavité cloacale* proprement dite.

Il en résulte donc que c'est la partie postérieure de la cavité périviscérale, constituée comme on sait par les deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive, qui est l'homologue du tube épicardique des Ascidies composées à stolons. — L'embryogénie seule pouvait conduire à cette conclusion.

Chez les Polyclinidés, le péricarde, se détache de l'extrémité postérieure du tube épicardique, tandis que chez les Botryllidés, ce dernier ne s'allongeant pas, le péricarde se détache de la vésicule primitive entre les deux petits diverticules postérieurs qui représentent l'épicarde rudimentaire.

Les différences que présente l'épicarde des Botryllidés avec celui des Polyclinidés ou des Clavelines et des Pérophores à l'état adulte, tiennent tout simplement au mode de fixation :

Chez les Clavelines, les Pérophores, les Polyclinidés, les ascidiozoïdes sont implantés verticalement, l'ouverture buccale à l'extrémité antérieure, l'ouverture cloacale sur la face dorsale, à une distance plus ou moins grande de la précédente. Au contraire, les ascidiozoïdes sont complètement couchés sur la face ventrale chez les Botrylles, plus ou moins inclinés, avec de nombreuses variations d'ailleurs, chez les Botrylloïdes ; dans de telles conditions, la bouche, au lieu de rester à l'extrémité antérieure du corps, ce qui eût été une position trop défavorable pour la nutrition, s'est

reportée nettement sur la face dorsale en entraînant le sac branchial dans son mouvement.

Un certain nombre de fentes branchiales sont même venues se placer tout à fait à la partie antérieure de l'ascidiozoïde, là où se trouvait primitivement la bouche. Fixé selon toute sa face ventrale (Botrylles), le sac branchial a pris un développement considérable du côté dorsal, afin de se contracter et de se dilater plus aisément, et s'est étendu jusqu'à l'extrémité du corps, recouvrant ainsi tous les viscères ; c'est ainsi que ceux-ci se sont trouvés coiffés par la membrane périviscérale qu'ils ont refoulée devant eux, et à laquelle ils ont empêché de prendre un développement plus considérable vers la partie postérieure du corps, où elle aurait pu constituer des diverticules épicardiques aussi allongés que ceux qui existent chez les Polyclinidés.

Ce mode de fixation a donc amené une modification essentielle du type polyclinien.

Le tube épicardique primitif s'étant ainsi profondément transformé chez les Botrylles, le siège de la blastogénèse a été transporté de la partie postérieure du corps dans les régions droite et gauche du sac branchial, là où elle pouvait s'exercer librement sans être gênée par aucun autre organe.

La continuité de la cavité péribranchiale et de la cavité périviscérale qui nous a été démontrée à la fois par l'embryogénie et la morphologie de l'adulte, et l'homologie de cette dernière avec le sac épicardique des Ascidies composées à stolons, ont quelques conséquences dont je ne puis me dispenser de dire quelques mots.

Della Valle a appelé « cavité péritonéale » des Botryllidés la cavité dans laquelle sont plongés les viscères. Chez l'adulte, sans doute, par les rapports qu'elle affecte avec le tube digestif, cette cavité paraît mériter cette dénomination ; mais l'étude de son développement — que n'a pas faite Della Valle — ne justifie pas cette appellation, qui peut faire méprendre sur la véritable signification de la cavité qu'elle désigne.

Le terme de *cavité épicardique* est préférable à celui de « cavité péritonéale », il est l'expression d'une disposition morphologique aussi exacte, puisque les parois de cette cavité longent la face interne du cœur; il a en outre l'avantage de rappeler l'origine de la cavité et son homologie avec le tube épicardique des *Polyclinidés*.

La dénomination de *cavité périviscérale* pourra être appliquée à toute la cavité dans laquelle s'ouvre le tube digestif; elle comprendra par conséquent la *cavité cloacale* proprement dite *Vcl* et ses deux prolongements postérieurs *ou diverticules épicardiques pv* (fig. de la p. 30).

En second lieu, de la communication de la cavité péribranchiale et de la cavité cloacale, il résulte que l'eau rejetée par les fentes branchiales se répand non-seulement dans la cavité péribranchiale, mais encore dans son prolongement postérieur, où est logé le tube digestif. Les parois de celui-ci ne sont donc séparées du courant aqueux que par la membrane *périviscérale ou épicardique*, membrane extrêmement délicate et à travers laquelle s'établissent vraisemblablement des échanges gazeux. Chez les Botryllidés, en effet, la branchie a été considérée longtemps comme le seul organe respiratoire. Récemment Herdmann (*31*) a émis l'hypothèse, confirmée par Lahille (*58*), que les ampoules des tubes vasculaires pourraient bien être aussi le siège de phénomènes respiratoires. Ces phénomènes sont encore moins localisés pour moi : la membrane périviscérale étant adjacente d'une part aux nombreux corpuscules sanguins qui circulent tout autour du tube digestif, et, d'autre part, au torrent aqueux chassé par la branchie ; en outre, l'épithélium qui la constitue étant un épithélium presque plat, n'est-ce pas là la disposition typique de tout appareil respiratoire : une membrane mince, dont une face est en contact avec les globules du sang et l'autre avec le milieu aqueux ou gazeux qui sert à l'hématose? La branchie, les ampoules ectodermiques et la membrane périviscérale constituent pour moi autant d'appareils respiratoires.

Puisque nous en sommes à l'étude de la cavité périviscérale, il est intéressant de rechercher si cette cavité des Botryllidés est l'homologue de celle qui a été désignée sous le même nom chez les Ascidies simples. Malheureusement les termes de comparaison manquent chez ces dernières, et nous ne pouvons guère que rapporter les observations qui ont été faites chez les Ciona.

Kuppfer (*52*) a décrit chez les Ciona une large cavité située en arrière du sac branchial et de la cavité péribranchiale et séparée de ces dernières par une cloison membraneuse transversale. La face interne, endothéliale, de ce sac se moule sur tout le tube digestif, le péricarde et les organes génitaux ; une autre partie s'adosse *au fond du sac péribranchial* pour constituer le septum, et une troisième portion forme un revêtement à la paroi du corps.

Cette membrane périviscérale présente donc, comme on le voit, un double feuillet comme chez les Botryllidés, mais ce qu'on ne trouve pas chez ces derniers, c'est le septum qui sépare la cavité péribranchiale de la cavité périviscérale des Ciona.

De plus, Kuppfer a décrit chez la *Ciona Canina* et la *Ciona Intestinalis* deux orifices symétriques, placés au fond du sac branchial, et *qui conduisent dans la partie postérieure des cavités péribranchiales*, ce qui nous éloigne encore davantage de la disposition que nous avons trouvée chez les Botryllidés.

V. Beneden et Julin sont plutôt disposés à croire qu'il y a communication du sac branchial et de la cavité périviscérale, d'*où il résulterait que celle-ci ne serait qu'un épicarde*, qui, au lieu de s'être séparé complètement du sac branchial comme chez les Polyclinidés, serait resté en communication permanente avec lui.

Mais Roule, de son côté, nie toute communication ; de sorte qu'en présence de ces opinions si différentes, qui résultent toutes d'observations faites seulement sur des adultes, et surtout en l'absence de toute opinion basée sur des re-

cherches embryogéniques, il est impossible pour le moment de chercher à homologuer la cavité périviscérale des Ciona et celle des Botryllidés, et de voir si cette cavité, en particulier, autorise le rapprochement que Lahille a fait entre les Ciona et les Botryllidés, dans ses *Recherches sur les Tuniciers* (*58*).

Toutefois, Roule (*78*) a émis à propos de la cavité périviscérale et de la cavité générale des Ascidies composées, une opinion que l'examen seul de quelques coupes de Botrylles eût suffi à lui faire abandonner.

Dans son étude de la *Ciona intestinalis*, Roule explique la formation de la cavité péribranchiale par une inflexion épidermique qui se développe considérablement, en repoussant devant elle la cavité générale. Les deux cavités se trouvent ainsi séparées par une lame péritonéale à double feuillet, un d'origine épidermique, l'autre d'origine endodermique. Cette lame est percée à sa partie supérieure pour laisser passer le rectum et le canal déférent, et à sa partie inférieure pour laisser passer le raphé ventral et le raphé branchio-cardiaque.

C'est, comme on le voit, le mode de formation qu'a décrit Kowalevsky (*44*) chez la *Phallusia mammillata* et que Della Valle (*11*) a nié plus tard chez cette même Phallusie et chez l'*Ascidia mentula*. Je ne me prononcerai ni en faveur de Roule ni en faveur de Della Valle pour ce qu'ils ont vu chez les A. simples; mais ce que je ne puis admettre, c'est que la disposition de la cavité générale et du sac péribranchial de la *Ciona* soit absolument la même que chez toutes les Ascidies composées et sociales, chez les Salpes et les Doliolum, comme le dit Roule, qui n'a pas fait de recherches embryogéniques chez ces groupes. Les diverses phases du développement de la cavité périviscérale et de la cavité péribranchiale, sur lesquelles je me suis très étendu (st. II, III, IV et V), démontrent avec la dernière évidence que chez les Botryllidés au moins, ces deux cavités ne sont jamais séparées, soit par une lame péritonéale, soit par une constric-

tion des parois du corps. Il y a communication entre ces deux cavités et chez le bourgeon et chez l'adulte. D'ailleurs, il faut remarquer que si un septum s'étendait au fond de la cavité péribranchiale, il s'opposerait à la sortie des larves chez les Botryllidés. Celles-ci, développées sur les parois latérales du sac branchial, tombent dans la cavité péribranchiale en rompant la membrane péribranchiale externe, et de là passent dans la cavité cloacale, ce qui ne serait pas possible avec l'existence d'un septum. En outre, la cavité péribranchiale des Botryllidés est loin de se développer par une invagination épiblastique profonde, comme le croit Roule; le processus indiqué par Della Valle (séparation de la cavité péribranchiale de la vésicule endodermique primitive par deux sillons latéraux) et que Roule critique est exact, comme nous l'avons vu (Pl. I à IV).

§ 6. — **Formation du système nerveux et de l'organe vibratile.**

Les résultats auxquels je suis arrivé sur l'origine de l'organe vibratile et du ganglion diffèrent beaucoup de ceux des naturalistes qui se sont déjà occupés de cette question. On a trouvé généralement des relations très étroites dans le développement de ces deux organes, non seulement chez les Botryllidés, mais encore chez les bourgeons de Pérophore, d'Amaræcium proliferum et de Didemnum styliferum (Kowalevsky), chez les Pyrosomes (Joliet) : le ganglion ne serait pas une production épiblastique, mais résulterait d'une différenciation des parois du tube de l'organe vibratile.

Chez les Botrylles, ce sont Ganin, Giard et Della Valle qui ont fait des observations sur le mode de développement de l'organe vibratile et du ganglion.

Ganin (*18*) décrit avec quelques détails le processus qu'il a observé chez les bourgeons de *Didemnum gelatinosum* et dit que ce processus diffère très peu de ce qui se passe chez les blastozoïdes des Botrylles. Dans la description très obscure qu'il en donne dans le *Zeitschrift*, on reconnaît une *vésicule médullaire* formée aux dépens de la cavité endodermique pri-

mitive du bourgeon, vésicule médullaire qui se convertit bientôt en un long tube cylindrique qui s'étend tout le long de la vésicule branchiale primitive.

Une différenciation ultérieure de ce tube donne le ganglion et « un organe spécial cilié qui plus tard entre en communication avec la cavité branchiale » et qu'il considère comme un organe olfactif.

Cet organe olfactif, comme on le reconnaît à cette description, n'est autre que l'organe dorsal qui s'ouvre secondairement par un pavillon vibratile dans la cavité branchiale et qui n'a rien de sensoriel, comme nous le verrons plus loin.

Giard (*21*), de même que Ganin, attribue une origine commune au ganglion et à l'organe vibratile. « Il se forme, dit-il, comme chez les Pérophores, une bandelette nerveuse le long de la ligne d'adhérence du noyau branchial et de la paroi du tube vasculaire. Cette bandelette se rétrécit vers son tiers postérieur et prend la forme d'un 8 à boucles très allongées, dont la boucle inférieure est de beaucoup la plus petite. Comme chez les Pérophores, le ganglion principal des Botyrylles se forme aux dépens de la partie postérieure de la plus grosse vésicule, la partie antérieure constituant la fossette vibratile. »

Mais malheureusement, M. Giard n'a rien dit de l'origine même de cette bandelette nerveuse. Est-ce une production de l'épiblaste ou dérive-t-elle de la vésicule endodermique primitive du bourgeon comme la vésicule médullaire de Ganin? Et si c'est ce dernier auteur qui est dans le vrai, le système nerveux tirerait donc son origine du feuillet endodermique chez le bourgeon et du feuillet épiblastique chez la larve?

On conçoit l'intérêt qu'il y avait à éclaircir cette question, en substituant au simple examen par transparence l'étude de bourgeons de tout âge débités en coupes successives.

Les recherches plus récentes de Della Valle (*10* et *11*) n'ont pas davantage avancé la question; mais à en juger par la description qu'il donne du système nerveux embryonnaire, le savant naturaliste italien ne s'est adressé qu'à des blas-

tozoïdes âgés, où le ganglion et l'organe vibratile étaient déjà très différenciés.

Il décrit chez les gemmes des Botrylles deux renflements, l'un supérieur creux, l'autre inférieur plein, réunis ensemble par un cordon; le supérieur s'ouvre dans la vésicule branchiale. La partie inférieure du cordon se dissocie plus tard et isole le renflement inférieur — qui devient le ganglion — du renflement supérieur qui devient le pavillon vibratile.

On reconnait facilement que les blastozoïdes auxquels s'applique cette description sont de l'âge de ceux que nous avons décrits au stade IV, c'est-à-dire des blastozoïdes où toutes les premières phases de l'évolution du ganglion et de l'organe vibratile se sont déjà accomplies.

Il n'est pas étonnant par conséquent que Della Valle ne nous apprenne rien de l'origine première de chacun des deux renflements dont il parle.

De cet historique succinct, il ressort que si les descriptions de Ganin, de Giard et de Della Valle diffèrent dans les détails, tous trois s'accordent néanmoins à considérer le système nerveux et l'organe vibratile comme dérivés d'une ébauche commune, ébauche dérivée de la vésicule endodermique d'après Ganin, mais dont Giard et Della Valle n'indiquent pas l'origine.

L'étude très minutieuse que j'ai faite du développement de ces deux organes chez un grand nombre de blastozoïdes et de larves de Botrylles et de Botrylloïdes d'âges très différents, m'a montré au contraire qu'ils ont une origine absolument indépendante.

Ce développement peut se résumer dans les quatre phases suivantes pour le tube dorsal :

1° Au moment où les deux sacs péribranchiaux commencent à s'accuser, *la vésicule centrale endodermique envoie un diverticule qui s'allonge sur la face dorsale*, sous forme d'un tube étroit chez les Botrylles (*B. violaceus*, *B. smaragdus*, *B. Schlosseri*), très large chez les *Botrylloïdes rubrum* (*ov*, fig. 28). Ce diverticule situé entre l'ectoderme et les

parois de la vésicule primitive se termine antérieurement en cul-de-sac (fig. 2 à 4, pl. I; fig. 56 à 58, pl. IV);

2° Ce diverticule continuant de s'allonger vers la partie antérieure du blastozoïde *s'ouvre secondairement dans la vésicule branchiale*, tout en conservant l'ouverture postérieure au point où il a pris naissance (*ov*, fig. 17, 23, 28, pl. II; fig. 42, pl. IV).

Il faut remarquer cependant qu'à ce moment la position de l'ouverture postérieure du tube se trouve légèrement modifiée; par suite de l'extension des deux sillons qui isolent les deux parties de la cavité péribranchiale, l'endroit où débouche postérieurement le tube se trouve maintenant appartenir à la future cavité cloacale, tout au voisinage immédiat de l'ébauche de l'ouverture cloacale;

3° *Cette ouverture postérieure disparaît* par suite de l'étranglement progressif de ses parois; le tube persiste avec son ouverture antérieure dans la vésicule branchiale, *et se présente comme un diverticule de cette dernière* (*ov*, fig. 30, 37, 41, pl. III).

4° Le nouveau cul-de-sac postérieur du tube s'atrophie graduellement. L'organe cesse de croître et ne suit plus le développement du blastozoïde; sa région antérieure se différencie : les cellules des parois deviennent cylindriques et ciliées, tandis que dans sa partie postérieure la cavité centrale disparaît, comblée par les cellules qui se détachent des parois et constituent la petite masse glandulaire pyriforme qui continue le pavillon vibratile. C'est dès lors l'organe tel que nous le connaissons chez l'adulte.

L'étude de stades bien antérieurs à ceux qu'ont observés Giard et Della Valle, montre donc que l'organe vibratile, c'est-à-dire le pavillon vibratile et la petite masse glandulaire qui lui fait suite, tire son origine d'un diverticule dorsal de la petite ampoule endodermique qui constitue primitivement le blastozoïde.

Ce diverticule endodermique est évidemment ce que Ganin a appelé la *vésicule médullaire*, qu'il a vue s'étendre sur la

vésicule branchiale primitive ; il est juste de rendre hommage à ce naturaliste d'avoir reconnu la véritable origine de ce diverticule, bien que ses observations aient été incomplètes sur beaucoup de points et qu'il n'ait pas vu, par exemple, le stade intéressant entre tous où le diverticule s'ouvre à la fois à la partie antérieure de la vésicule branchiale et dans la future cavité cloacale.

Mais où je ne partage plus l'opinion du naturaliste russe, c'est quand il dit que cette *vésicule médullaire* engendre d'une part le ganglion et d'autre part un organe olfactif (pavillon vibratile). Je dirai plus loin quelle signification me paraît devoir être attribuée à l'organe vibratile, constitué par une portion de la vésicule primitive.

Pour ce qui est de l'origine du système nerveux chez la larve, il dérive nettement d'un sillon ectodermique comme nous l'avons vu *et se montre tout à fait indépendant du tube dorsal*, qui, chez la larve aussi, est un diverticule de la vésicule primitive (stades II, III et IV de la larve).

Ne sait-on pas que chez les Appendiculaires, le tube nerveux existe avec les mêmes caractères que chez les larves d'Ascidies et est aussi tout à fait indépendant de l'organe vibratile ?

La même indépendance s'observe chez les blastozoïdes ; le cordon nerveux se montre adjacent, il est vrai, à la paroi inférieure du tube dorsal et à première vue il semble que ce soit ce dernier qui engendre les cellules nerveuses ; mais les coupes transversales ne montrent pas une fusion nette des deux organes, comme celle qu'on observe entre une paroi qui prolifère et les cellules qui s'en détachent.

D'autre part, le petit cordon nerveux se poursuit en arrière bien au delà de l'extrémité du tube dorsal, entre la membrane périviscérale et la paroi du sac branchial (Pl. II, III et IV). On le suit sous forme d'un mince filet jusqu'au contact de la partie de la vésicule primitive qui va se différencier en œsophage ; on le trouve avec un semblable trajet chez la larve.

Enfin, une observation absolument convaincante sur l'indépendance du système nerveux et de l'organe vibratile

embryonnaires, *c'est que chez les larves des Botrylles et des Botrylloïdes, le tube nerveux et les deux vésicules sensorielles sont déjà constitués par l'ectoderme alors qu'il n'existe encore aucune trace du diverticule endodermique qui engendrera l'organe vibratile* (stade I, p. 62).

Le doute que peut laisser l'examen des coupes chez les bourgeons est donc complètement dissipé par l'étude du développement des larves.

Tout récemment, Lahille, qui n'a probablement pas suivi le développement des oozoïdes, a bien voulu me communiquer les résultats de ses recherches sur l'origine du système nerveux des bourgeons des Botrylles; il pense aussi que ce dernier est produit par les parois de l'organe vibratile.

Mais comment expliquer que chez la larve le tube dorsal et le système nerveux soient deux organes absolument indépendants, formés par deux feuillets différents, tandis que chez le bourgeon ce tube dorsal, formé comme chez la larve, proliférerait pour donner les cellules nerveuses? Ce serait là une différence qui me paraît bien peu vraisemblable et tout à fait inexplicable. Chez la larve comme chez le bourgeon, on observe les mêmes rapports de position entre les deux organes, avec cette différence toutefois qu'ils ne sont pas complètement adjacents l'un à l'autre chez l'oozoïde. Mais chez les deux formes, quand le tube dorsal a pris fin, le cordon nerveux continue à s'étendre en s'effilant progressivement entre la paroi dorsale du tube digestif et la paroi interne de la cavité cloacale (fig. 75, Pl. VI et Pl. II, III et IV). Mais tandis que chez la larve il s'étend jusqu'à l'extrémité de la corde dorsale, chez le bourgeon il ne tarde pas à devenir méconnaissable sur les coupes à cause de sa finesse. Jusqu'où s'étend-il? Je pense qu'il se continue dans le pédicule ectodermique avec un filet nerveux venant du blastozoïte progéniteur et qui se détache des parois latérales du ganglion.

Cette opinion est basée sur les faits suivants :

1° L'observation directe m'a montré que le tube dorsal ne prolifère pas pour engendrer les cellules nerveuses; le tube

dorsal et le ganglion sont indépendants chez le bourgeon comme ils le sont chez les larves. Chez celles-ci le tube neural est fermé sur presque toute son étendue, alors que la vésicule endodermique ne porte pas encore de traces de l'existence du tube dorsal.

2° Le cordon nerveux s'étend bien au-delà de l'extrémité du tube dorsal.

Comme il apparaît sous le tube dorsal sans relation avec aucun des feuillets du bourgeon et qu'il s'étend très loin vers la partie profonde, on est tout naturellement conduit à admettre qu'il n'est peut-être que le prolongement d'un nerf venu du parent, nerf dont les éléments seraient entrés en prolifération, de même qu'une portion de l'ectoderme et de l'endoderme du parent prolifèrent et se différencient pour engendrer la presque totalité d'un nouveau bourgeon.

L'ectoderme, l'endoderme, les corpuscules sanguins, une portion notable des éléments sexuels et des cellules mésodermiques du blastozoïte ne sont qu'une portion de ces mêmes organes du parent : le fait d'un filet nerveux partant de ce dernier pour aller former le ganglion du jeune bourgeon n'a par conséquent rien d'invraisemblable.

3° Pour enlever à cette opinion ce qu'elle a encore d'hypothétique, il est évident qu'il n'y aurait qu'à suivre le jeune cordon nerveux sur toute son étendue sur des bourgeons entiers, puisqu'à un moment donné sa finesse ne permet plus de le reconnaître sur les coupes. Malheureusement l'épaisseur des tissus et la situation profonde du cordon sont un obstacle sérieux à cette observation. Je n'ai pu réussir encore à le suivre jusqu'à son origine, malgré de nombreux essais. Mais en revanche, la larve m'a fourni à ce sujet des indications précises :

Chez la larve, le système nerveux se développe tout à fait indépendamment du tube dorsal, comme nous l'avons vu ; il ne peut y avoir aucun doute à ce sujet, puisque le tube nerveux est formé bien longtemps avant le diverticule du tube dorsal.

Or, une fois la larve fixée, on voit que la queue entre en dé-

générescence, de même d'ailleurs que le petit tube nerveux qui s'étend sur sa partie dorsale.

Mais cette partie caudale du système nerveux n'est pas seule à disparaître avec la vésicule des sens. J'ai reconnu chez des larves de *B. rubrum* et de *B. prostratum* que le système nerveux tout entier de l'oozoïde fixé est de nouvelle formation ; chez des larves fixées depuis peu et dont la queue porte à peine quelques traces de dégénérescence, on constate *l'existence simultanée* du ganglion primitif de la larve et d'un ganglion tout à fait identique à celui qui s'observe chez les blastozoïtes. Les grandes cellules du cordon nerveux primitif de la larve se montrent dissociées, quelques-unes sont déjà presque complètement détachées du cordon ; les noyaux fixent moins bien le carmin et sont disséminés dans une substance que le bleu de méthyline montre à peine fibrillaire, alors que dans des stades moins avancés le cordon nerveux paraissait constitué essentiellement par des fibrilles dans lesquelles étaient plongées ses cellules. Chez des larves fixées on peut suivre les progrès de la désagrégation des cellules nerveuses primitives jusqu'au moment de la disparition complète du cordon primitif.

A côté de cette masse nerveuse déjà en dégénérescence, et adjacent à la paroi interne du tube dorsal, se montre un ganglion de nouvelle formation, celui que possèdera l'oozoïde fixé. *Or, de ce ganglion part un nerf gros et court qui va se perdre dans la masse nerveuse primitive.*

Il y a donc une relation manifeste entre l'ancien cordon nerveux et le nouveau ganglion. Celui-ci ne provient nullement de l'agglomération des éléments du premier. Ces éléments se dissocient à la manière de ceux de la corde et se répandent dans les lacunes du corps ; mais quelques cellules de la partie antérieure du cordon nerveux primitif étendues sous forme d'un filet jusqu'au voisinage du tube dorsal ont proliféré et constitué une nouvelle masse nerveuse, celle que portera l'oozoïte transformé par la fixation.

Cet oozoïte fixé peut être considéré comme un individu

nouveau qui n'a gardé de la larve que quelques-unes de ses parties : le sac branchial, le tube digestif et les cavités qui les entourent, le tube dorsal et l'enveloppe tunicière ; la formation d'un nouveau ganglion, la disparition de l'ancien et celle de la queue sont les transformations essentielles qui résultent de la fixation.

Dès lors, puisque le système nerveux primitif de la larve engendre celui de l'oozoïte fixé, sans participation aucune des parois du tube dorsal, n'est-il pas vraisemblable de supposer que le système nerveux de cet oozoïde fixé engendrera à son tour celui des blastozoïtes qu'il produira à droite ou à gauche?

Sans doute la preuve décisive manque; elle ne sera faite que quand on aura reconnu sur de jeunes blastozoïtes la liaison du ganglion du parent avec le prolongement postérieur de celui du jeune bourgeon. Mais néanmoins, dès à présent, après les faits que je viens de citer, j'accepte l'hypothèse de la continuité du système nerveux du parent avec celui du bourgeon. Du ganglion du parent partent plusieurs nerfs latéraux dont les uns se répandent sur le sac branchial; l'un d'eux, pair, reste superficiel et s'étend jusque sur les parois latérales du corps où il devient bientôt impossible de le suivre (*nb*, fig. de la page 30). Peut-être est-ce un nerf qui *se rend dans le pédicule du bourgeon.*

4° D'autre part, j'expose plus loin que l'organe vibratile, en raison de son origine précoce et des modifications successives qu'il subit durant la vie de l'ascidiozoïde, doit être considéré comme un organe ancestral qui a dû jouer un rôle important chez les Tuniciers primitifs, mais que chez les formes actuelles il présente tous les caractères d'un organe atrophié et qui est en voie de disparition. Dans ces conditions, il est bien difficile d'admettre qu'un organe de première importance, tel que le système nerveux, soit précisément engendré par un organe dégénéré, dont l'atrophie commence de très bonne heure chez le jeune bourgeon, c'est-à-dire au moment même où il perd sa communication primitive avec la vésicule endodermique.

Et puis, *même à priori,* il est difficile d'admettre que le système nerveux soit d'origine endodermique chez une forme et ectodermique chez une autre. Ce fait pourrait cependant s'expliquer à la rigueur si l'ectoderme du bourgeon était un feuillet tellement différencié qu'il ne donnât naissance à aucune production et se maintînt constamment avec ses caractères primitifs; mais il n'en est pas ainsi, puisqu'il prolifère sur la ligne médio-dorsale pour former un grand nombre d'éléments mésodermiques.

En résumé, il y a indépendance entre le ganglion et le tube dorsal du blastozoïte, *et je suis porté à croire que le système nerveux du jeune bourgeon dérive directement de celui du bourgeon progéniteur.*

Il n'est pas intérêt non plus de remarquer que le ganglion des Botryllidés se trouve placé sous le tube dorsal, tandis que chez les Ascidies composées, chez les Clavelines et les Pérophores, dont les ascidiozoïdes sont implantés verticalement avec l'ouverture branchiale tout à fait à l'extrémité antérieure du corps, le ganglion est au contraire situé sous l'ectoderme, à la face dorsale de l'organe vibratile. Cette différence de position doit être attribuée au mode de fixation des Botrylles : comme ceux-ci, en effet, sont couchés sur la face ventrale, la bouche au lieu de rester à l'extrémité antérieure du corps, ce qui eût été une position trop défavorable pour la nutrition, s'est reportée sur la face dorsale, entraînant avec elle le sac branchial dans son mouvement, de sorte que des fentes branchiales sont venues se placer là où se trouvait primitivement la bouche; par suite le cloaque s'est trouvé rejeté presque à l'autre extrémité du corps, et pour rapprocher son extrémité terminale de l'ouverture cloacale, le tube digestif, au lieu de conserver une seule courbure comme chez les Polyclinidés, a dû se courber une deuxième fois d'avant en arrière.

Dans ce changement général de position des organes du corps, il est à supposer que le ganglion a dû éprouver lui aussi un déplacement : la bouche en se rejetant sur la ré-

gion dorsale l'aura amené à se placer sous le tube dorsal.

Chez les Botrylloïdes, qui sont cependant fixés plus ou moins verticalement et dont l'ouverture branchiale se trouve à la partie antérieure, le ganglion est de même placé sous l'organe vibratile.

Ganin (18) a fort bien vu le *tube dorsal* constitué par un diverticule de la vésicule primitive, mais il l'a qualifié de vésicule médullaire et l'a considéré à tort comme un organe olfactif, duquel dériverait le ganglion définitif.

Je ne puis pas partager non plus les vues de Giard et de Della Valle qui font aussi dériver le ganglion nerveux de la même ébauche que l'organe vibratile; peut-être l'opinion de ces savants ascidiologues eût-elle été modifiée s'ils avaient observé des bourgeons assez jeunes qui leur aient montré l'origine endodermique de l'organe vibratile.

V. Beneden et Julin (95) qui récemment ont étudié le développement des bourgeons de Clavelines, sont aussi arrivés, en ce qui concerne l'origine du système nerveux des blastozoïdes, à des résultats tout à fait différents de ceux de Ganin et de Della Valle (*Botryllidés et Didemnidés*), de Kovalewsky (45 et 46) (*Pérophores*, *Am. proliferum* et *Did styliferum*), de Seeliger (86) (*Claveline*) et de Giard (21) (*Pérophore et Botryllidés*); ils ont vu le système nerveux du jeune blastozoïde se présenter à un moment donné *sous forme d'un cordon adjacent à l'épiblaste et qu'ils font dériver de cet épiblaste.*

Toutefois la coupe qu'ils donnent de ce cordon et de l'épaississement ectodermique a tant de ressemblance avec certaines de celles que j'ai obtenues moi-même chez les Botrylles et les Botrylloïdes (fig. 48 et 49) et où le cordon sous-épiblastique n'est autre chose que l'extrémité de la plaque mésodermique, qu'une erreur d'interprétation des deux savants naturalistes belges me paraît fort possible; elle s'expliquerait par ce fait qu'ils n'ont étudié que quelques stades isolés du bourgeon, à la suite de leur étude magistrale sur le développement de la larve.

§ 7. — Développement du tube dorsal chez les autres familles d'Ascidies composés.

Pour pouvoir généraliser, s'il y a lieu, la conclusion à laquelle je suis arrivé relativement à l'origine du *tube dorsal*, il faudrait que le développement de cet organe fût connu chez les autres Tuniciers.

Malheureusement cette étude n'a guère été qu'ébauchée chez certains Tuniciers, et pas faite du tout chez le plus grand nombre. Kuppfer (52) et Kowalevsky (44), à propos du développement de la Phallusie, sont restés muets sur cette question.

Chez les *Didemnum gelatinosum*, Ganin (18) a décrit, comme chez les Botrylles, une vésicule médullaire formée aux dépens de la vésicule endodermique primitive et qui s'étend dans la région dorsale du bourgeon.

Kowalevsky (45) a signalé chez les bourgeons de l'*Amaroucium proliferum* et du *Didemnum styliferum* l'existence d'un tube qu'il a considéré comme le *tube nerveux* et qui n'est autre chose, comme nous le verrons, que l'organe vibratile embryonnaire. Il n'a pas vu l'origine de ce tube.

Plus heureux chez les bourgeons des Pérophores (46), qui se prêtent mieux à l'observation que les précédents en raison de leur transparence, Kowalevsky a vu le lobe médian de la vésicule primitive envoyer un diverticule dorsal qu'il a qualifié de même de *tube neural* et qui, là encore, n'est que l'ébauche de l'organe vibratile.

Avant Kowalevsky, chez ces mêmes Pérophores, Giard (21) avait indiqué une origine commune au ganglion et à la fossette vibratile. Il décrivit une bandelette solide qui se creuse d'une cavité et prend la forme d'un point d'exclamation. La partie renflée subit une métamorphose rétrograde et la lumière disparaît. Tandis que la partie supérieure s'ouvre dans la cavité branchiale et forme la fossette vibratile, le reste constitue le ganglion définitif.

Plus récemment, Seeliger (86) a qualifié aussi de *tube neural*

un tube qu'il a observé chez les bourgeons de Claveline et dont il ne donne pas l'origine.

V. Beneden et Julin (95) dans leur étude du développement de la Claveline n'ont fait que signaler l'apparition du pavillon vibratile.

Ils ont vu un diverticule de la paroi branchiale venir s'accoler au cul-de-sac antérieur de la vésicule cérébrale, puis le plancher de ce diverticule engendrer la *glande hypophysaire* (*organe vibratile*).

Nous verrons plus loin que les résultats auxquels je suis arrivé chez une espèce voisine, *Clavelina Rissoana*, diffère profondément de ceux de V. Beneden et Julin, qui n'ont vu en somme que des stades très avancés.

Maurice (60), chez les *Fragaroïdes aurantiacum*, dit avoir observé le même processus que V. Beneden et Julin, c'est-à-dire qu'un diverticule de la cavité buccale constitue l'ébauche de la glande et de son conduit.

Joliet (34 et 37), chez les bourgeons de Pyrosomes, a décrit un *tube neural primitif* qui persiste pour donner le pavillon vibratile, tandis que le ganglion proprement dit est formé aux dépens de ce tube et n'apparaît que beaucoup plus tard.

Enfin Lahille (58) a signalé de même chez les larves de *Distaplia magnilarva*, un « tube neural » dont la partie antérieure constitue l'organe vibratile et dont les parois prolifèrent pour engendrer *deux ganglions distincts*; pas plus que les précédents d'ailleurs, il n'a étudié l'origine de ce tube.

En résumé, un tube situé dans la région dorsale a été observé par Ganin (bourgeon de *Did. gelatinosum*), Kowalevsky (bourgeon d'*Am. proliferum*, *Did. styliferum* et *Pérophores*), par Seeliger chez la Claveline (bourgeons), par Joliet chez les Pyrosomes et par Lahille (*Distaplia*).

D'après la description que ces auteurs donnent de ce tube, qu'ils ont tous qualifié de *tube neural*, il m'a semblé qu'il correspond à celui que j'ai observé chez les Botryllidés et qui constitue l'organe vibratile rudimentaire.

Aussi pour éclaircir cette question et ne pas m'en tenir

aux observations faites chez les Botryllidés, car il est toujours téméraire de généraliser des résultats qui ne sont fournis que par un petit nombre d'espèces, ai-je entrepris, pour un mémoire distinct de celui-ci, des recherches sur l'origine de l'organe vibratile et du système nerveux chez les autres familles d'Ascidies. Mais on sait toutes les difficultés qu'il y a, dans des recherches de ce genre, à se procurer les stades successifs de l'évolution d'un organe et à l'heure actuelle mes observations sont encore incomplètes en ce qui concerne l'origine du système nerveux; mais néanmoins les résultats auxquels je suis arrivé jusqu'à présent sur l'évolution de l'organe vibratile chez ces différentes autres familles sont tellement identiques à ceux que m'ont fournis les Botryllidés, que je ne puis me dispenser d'en présenter ici un aperçu rapide, qui montrera que non seulement chez les Botryllidés, mais encore chez toutes les autres Ascidies composées, *l'organe vibratile est une dépendance de la vésicule endodermique primitive*. Je ne rapporterai ici que ce qui concerne l'organe vibratile seul, mes recherches sur le système nerveux n'étant pas encore assez avancées.

1° *Pérophore et Claveline.* — Chez de très jeunes bourgeons de *Perophora Listeri* et de *Clavelina Rissoana*, les mêmes espèces étudiées par Kowalevsky (46) et Seeliger (86), j'ai observé les stades successifs de l'évolution du *tube dorsal* :

En premier lieu on trouve un tube terminé en cul-de-sac à la partie antérieure et dorsale du jeune blastozoïde ; ce tube est étendu sur la vésicule branchiale et son extrémité postérieure adjacente aux parois de la future cavité cloacale ; cette dernière partie n'a pas de lumière centrale et a la forme d'un petit cordon effilé que j'ai suivi jusqu'à l'ébauche de l'ouverture cloacale. Entre l'ectoderme et ce tube dorsal, et adjacent à celui-ci tout à fait à sa partie antérieure, on observe un cordon cellulaire plein qui représente le système nerveux embryonnaire.

A un stade ultérieur, alors que l'ouverture branchiale et l'ouverture cloacale sont déjà presque complètement déve-

loppées, le tube dorsal ne se montre plus terminé en cul-de-sac, mais il s'ouvre dans la vésicule branchiale tout près du siphon antérieur. A son autre extrémité, il présente toujours un cordon qui va en s'effilant sur les parois de la cavité cloacale. Ce cordon est moins long qu'au stade précédent.

Le cordon nerveux primitif est encore à la partie antérieure du bourgeon et toujours immédiatement au-dessus du tube dorsal.

Dans la suite, on assiste à la différenciation de l'ouverture antérieure du tube en pavillon vibratile, tandis que tout le reste de l'organe primitif avec le long cordon plein terminal, se réduit peu à peu et n'est plus que très rudimentaire chez l'adulte.

Le cordon nerveux se renfle au voisinage du siphon branchial par la prolifération de ses cellules et constitue le ganglion définitif.

Ces stades correspondent, comme on le voit, aux stades 3 et suivants que j'ai décrits chez les Botryllidés.

Je n'ai pas eu encore la chance de trouver des bourgeons assez jeunes montrant l'origine du tube et s'il est un diverticule de la vésicule endodermique primitive; mais cette lacune se trouve très heureusement comblée par les observations de Kowalevsky (*46*) qui a vu, chez les Pérophores, le lobe moyen de la vésicule primitive envoyer un diverticule dorsal, le même qu'il a qualifié de tube neural et qui est aussi le même que celui que je viens de décrire à des stades plus avancés.

Les observations de Kowalevsky et les miennes se complètent donc mutuellement et établissent que le *tube dorsal des Pérophores a la même évolution que le tube dorsal des Botryllidés.*

D'autre part, les trois stades successifs que j'ai étudiés chez les Pérophores présentent une telle identité avec ceux que j'ai observés chez la Claveline, qu'il est certain que cette identité existe aussi pour le premier stade, et que chez cette dernière espèce le tube dorsal est aussi une production de la vésicule endodermique primitive.

A ce diverticule endodermique dorsal qui devient, comme je l'ai dit tout à l'heure, l'organe vibratile, il ne convient donc pas d'appliquer la dénomination de *tube neural* comme l'ont fait Kowalevsky et Seeliger. Je le désignerai, comme chez les Botryllidés, sous le nom d'*organe vibratile embryonnaire* ou tout simplement sous le nom de *tube dorsal*, en raison de sa position.

L'origine de l'organe vibratile diffère donc beaucoup de celle que V. Beneden et Julin (*95*) lui ont attribuée chez les larves des Clavelines, dans leurs remarquables recherches sur les Tuniciers; il n'est pas constitué par un diverticule antérieur du sac branchial, comme ils ont été amenés à le croire en n'examinant que des stades très avancés. Ces mêmes naturalistes, qui ont également étudié un certain nombre de stades du développement des bourgeons de Claveline, y ont signalé en particulier le système nerveux embryonnaire, mais sont restés muets sur l'organe vibratile rudimentaire ; une telle lacune est tout à fait inexplicable, car les trois stades qu'ils ont décrits appartenaient à des bourgeons âgés, chez lesquels le tube de l'organe vibratile était certainement constitué.

L'existence du tube dorsal ne fait cependant aucun doute chez les bourgeons de Clavelines. Seeliger l'a représenté sur ses coupes et je l'ai observé moi-même à plusieurs états de développement, comme je l'ai dit plus haut.

2° *Famille des Polyclinidés.* — Dans cette famille, j'ai étudié le développement du tube dorsal chez les bourgeons de *Circinalium concrescens* (Giard) et d'*Amaroucium proliferum*, espèce déjà étudiée par Kowalevsky (*45*).

Chez de très jeunes bourgeons de *Circinalium concrescens* j'ai observé tous les stades successifs de l'évolution du tube dorsal :

1° La vésicule primitive présente deux diverticules latéraux (sacs péribranchiaux), deux diverticules postérieurs (sacs épicardiques) et un diverticule dorsal.

2° Quand les deux sacs épicardiques, toujours en commu-

nication avec la vésicule branchiale, se sont réunis postérieurement et se montrent déjà allongés dans l'axe du jeune pédoncule, le diverticule dorsal se montre encore terminé en cul-de-sac, à la partie antérieure du bourgeon, sur la face dorsale de la vésicule branchiale et sous l'ectoderme. Un peu plus bas, dans la région où les deux sacs péribranchiaux se montrent fusionnés dans la région dorsale, le *tube dorsal* s'étend non plus sous l'ectoderme, mais entre les parois de la vésicule branchiale et la paroi interne des sacs péribranchiaux.

Un peu plus en arrière encore, il perd sa lumière et se continue par un petit cordon cellulaire effilé qui va se terminer sur les parois du cloaque, non loin de l'extrémité supérieure de deux autres petits cordons, qui sont les conduits rudimentaires des glandes génitales. Au-dessus des parois du tube dorsal et sous l'ectoderme, on observe un autre petit cordon cellulaire qui est le système nerveux embryonnaire et qui ne se montre qu'au-dessus de la partie la plus antérieure du tube dorsal.

3° A un stade plus avancé, le tube dorsal, au lieu de se terminer en cul-de-sac, s'ouvre dans la vésicule branchiale tout à fait à la partie antérieure de celle-ci et paraît être dès lors un simple diverticule de la paroi branchiale. C'est ce que nous avons déjà constaté chez les Botryllidés, les Pérophores et les Clavelines.

Chez de jeunes bourgeons d'*Amaroucium proliferum*, j'ai retrouvé ces trois stades absolument identiques : *diverticule dorsal* d'abord terminé en cul-de-sac à la partie antérieure, puis s'ouvrant secondairement dans la vésicule branchiale, avec le cordon nerveux embryonnaire situé entre l'ectoderme et le tube dorsal et adjacent à ce dernier. Il y a une très grande ressemblance entre les coupes fournies par les bourgeons de Circinalium et d'Amaroucium. Chez ces deux espèces, pas plus que chez les Pérophores, le tube qui constitue l'organe vibratile embryonnaire ne peut être considéré *comme un tube neural primitif*, ainsi que l'a

fait Kowalevsky (45) (bourg. d'*Amaroucium proliferum*).

Ce prétendu tube neural de Kowalevsky se différencie ultérieurement pour produire l'*organe vibratile*, qui n'a rien de nerveux, tandis qu'au-dessus de lui se trouve le véritable cordon nerveux embryonnaire.

Cependant un passage du mémoire de Kovalewsky fait croire qu'il a vu le véritable système nerveux du jeune blastozoïde : « Il est à remarquer, dit-il, qu'au-dessus du *tube nerveux* (pour nous *le tube dorsal*) se trouve un amas de cellules qui semble disparaître dans un développement ultérieur. » Autant qu'on en puisse juger par cette phrase et en l'absence de toute figure, cet amas est vraisemblablement le véritable système nerveux embryonnaire, et la prétendue disparition dont parle Kowalevsky résulte de la diminution du cordon primitif et de la concentration de ses cellules pour former le ganglion.

Maurice (60), chez les *Fragaroïdes aurantiacum*, espèce voisine de l'*Am. proliferum*, a trouvé que le tube dorsal était une invagination de la paroi branchiale : cette opinion résulte évidemment de ce qu'il n'a étudié *que le troisième stade* que je viens de décrire.

3° *Didemnidés et Diplosomidés.* — Dans la première famille, j'ai étudié le *Did. niveum* (Giard) et le *Did. cereum* (Giard). Dans la seconde, l'*Astellium spongiforme* (Giard). J'ai trouvé chez des jeunes bourgeons de ces trois espèces, le stade où le tube dorsal est terminé en cul-de-sac à la partie antérieure du bourgeon, surmonté du petit cordon nerveux primitif qui lui est adjacent.

Des stades plus avancés m'ont montré le tube dorsal ouvert dans la vésicule branchiale et se différenciant pour donner le pavillon vibratile, tandis que sa partie postérieure se réduit peu à peu.

Ce que je n'ai pas observé, c'est le stade primitif, celui qui montre si le tube dorsal est un diverticule de la vésicule endodermique primitive. Mais cette lacune est comblée par les observations de Ganin (18) : le naturaliste russe a vu chez le

Didemnum gelatinosum (Gegenbaur), rattaché aujourd'hui à la famille des Diplosomidés par Lahille, *un tube dorsal*, formé par la vésicule endodermique du bourgeon thoracique qu'il a appelé la *vésicule médullaire* croyant qu'il représentait le système nerveux.

C'est cette même vésicule médullaire qu'il a trouvée chez le bourgeon des Botryllidés où elle constitue, comme nous l'avons vu, l'organe vibratile embryonnaire; la description qu'il donne de cette vésicule chez le Didemnum, sa position et son origine montrent que chez les Didemnidés aussi elle représente l'*organe vibratile embryonnaire*.

L'exactitude des observations de Ganin en ce qui concerne l'origine du tube dorsal chez les Botryllidés ne fait pas douter de l'exactitude de celles qu'il a faites sur ce même sujet chez les Didemnum, de sorte que nous nous trouvons ici encore en possession des trois premières phases de l'évolution de l'organe vibratile :

1° Diverticule terminé en cul-de-sac de la vésicule primitive (Ganin); 2° Le diverticule perd ses relations avec la vésicule endodermique ; 3° il va s'ouvrir dans la partie antérieure de la vésicule branchiale.

Chez les bourgeons des *Didemnum styliferum*, Kowalevsky (44) a encore décrit sous le nom de *tube nerveux*, un tube situé sur le sac branchial et dont il n'a pas suivi le développement.

La coupe qu'il en donne (fig. 17 de son mémoire), où il représente la vésicule branchiale, les deux cavités péribranchiales et son tube nerveux situé entre l'ectoderme et la paroi branchiale, ressemble exactement à certaines de celles que j'ai obtenues moi-même sur des bourgeons de *Didemnum niveum* et de *Did. cereum*; mais le tube qui y est sectionné sur la face dorsale représente l'organe vibratile rudimentaire et non un petit tube nerveux; le cordon nerveux embryonnaire se trouve accolé à ce tube tout à fait au-dessus de la partie antérieure de ce dernier.

En résumé, des sept groupes d'Ascidies composées établis

par Giard (20), *Clavelinidæ*, *Pérophoridæ*, *Botryllidæ*, *Policlinidæ*, *Distomidæ*, *Didemnidæ* et *Diplosomidæ*, les Distomidés sont les seuls chez lesquels je n'ai pas encore étudié l'évolution du *tube dorsal*. De l'exposé succinct de mes recherches sur le développement de l'organe vibratile chez les différentes autres familles d'Ascidies composées, il ressort trois faits principaux :

1° Chez toutes ces familles d'Ascidies composées, l'organe vibratile débute par un tube aveugle, formé par un diverticule de la vésicule endodermique primitive. Ce tube s'ouvre secondairement dans la vésicule branchiale, au voisinage du siphon antérieur, et perd sa communication primitive avec la vésicule endodermique qui l'a produit.

La partie postérieure, parfois extrêmement longue (Pérophore, Claveline, Polyclinidés), se réduit progressivement et n'est plus que très rudimentaire chez l'adulte, tandis que la partie la plus antérieure se différencie pour former le « pavillon vibratile. »

2° Le diverticule dorsal des Botryllidés s'ouvre encore postérieurement dans la future vésicule cloacale quand il entre en communication avec la vésicule branchiale : il est donc ouvert à ses deux extrémités.

Chez les Polyclinidés (*Amaroucium proliferum Circinalium concrescens*), les Pérophores et les Clavelines, le tube dorsal perd sa communication postérieure avec la vésicule primitive avant de s'ouvrir dans la vésicule branchiale, ce qui signifie tout simplement que l'atrophie de la portion postérieure de ce tube commence beaucoup plus tôt que chez les Botryllidés.

3° Ce diverticule dorsal constituant l'organe vibratile embryonnaire ne doit pas être considéré comme un tube nerveux primitif; puisque chez les Botryllidés, en particulier, il y a indépendance complète entre le système nerveux et le tube dorsal, on peut penser qu'il en est de même chez les autres Ascidies composées, dont l'organe vibratile présente la même évolution que chez les Botrylles : c'est ce que con-

firment en effet un certain nombre de stades que j'ai étudiés chez les Polyclinidés et les autres Ascidies composées. La dénomination de « tube neural » que Kowalevsky et Seeliger ont cru devoir lui donner, ne peut donc être maintenue. On peut lui substituer celle de *diverticule dorsal* ou *tube dorsal* (terme déjà employé par Herdmann) en raison de sa position constante et pour le distinguer des deux diverticules latéraux (sacs péribranchiaux) et des deux diverticules postérieurs (sacs épicardiques) que forme la vésicule primitive.

Moi-même (66), à la suite de la lecture des mémoires de Kowalevsky et de Seeliger, de ceux de Ganin, de Giard et de Della Valle qui attribuent une origine commune au ganglion et au tube qui l'avoisine, j'ai qualifié de tube neural le tube dorsal que j'avais observé chez les Botryllidés, au stade où il est ouvert à sa partie antérieure dans la vésicule branchiale et à sa partie postérieure dans la future cavité cloacale, tout près de l'ouverture rudimentaire de celle-ci.

Je me trouvais seulement en possession de cet unique stade à ce moment.

Mais plus tard, après de longues recherches, je finis par obtenir des blastozoïdes de différents âges chez lesquels j'observai l'évolution complète du tube ; et je dus me convaincre qu'il n'avait rien de nerveux, qu'il n'était qu'une simple production de la vésicule endodermique primitive qui se différencie ultérieurement pour produire l'organe vibratile. Je m'empresse donc ici de revenir sur l'interprétation que j'avais cru de voir donner à ce tube, à l'exemple de Kowalevsky et de Seeliger.

4° Enfin, ces diverses observations sur l'origine de l'organe vibratile permettent d'élucider un point sur lequel les ascidiologues sont très partagés : le système nerveux embryonnaire communique-t-il à un moment donné avec la vésicule branchiale ? La question est maintenant facile à résoudre. Il existe bien une communication antérieure entre la vésicule branchiale et un tube dorsal chez tous les bourgeons,

mais c'est celle de l'organe vibratile (futur pavillon vibratile) et non du système nerveux qui, lui, ne se présente jamais que sous la forme d'un petit cordon plein, dont les éléments se massent dans la suite près du siphon branchial pour constituer le ganglion définitif. Chez les larves de Botrylles et de Botrylloïdes que j'ai étudiées (ch. III), on observe, comme on l'a vu, une semblable communication entre l'organe vibratile et le sac branchial, mais le tube nerveux, pas plus que les vésicules sensorielles, ne s'ouvrent jamais antérieurement dans ce sac.

C'est Kowalevsky (44) le premier qui a parlé d'une communication entre la vésicule des sens et la cavité branchiale chez les larves des Phallusies, mais Kupffer (52) l'a niée chez la même Ascidie et V. Beneden et Julin ne l'ont pas observée non plus chez la larve de la Claveline. Ils ont vu seulement la vésicule sensorielle adjacente au cul-de-sac du tube qu'ils ont qualifié de *cæcum hypophysaire* et qui n'est que l'organe vibratile rudimentaire, comme nous l'avons vu.

Kowalevsky l'a signalée plus tard chez les bourgeons de l'*Amaroucium proliferum*, Joliet chez ceux du *Pyrosome*, Seeliger chez les bourgeons de Claveline; mais l'erreur de ces auteurs s'explique parce qu'ils ont considéré l'organe vibratile rudimentaire comme le tube nerveux primitif. Ce qui est moins explicable, c'est que Maurice dit avoir vu la vésicule des sens s'ouvrir dans la cavité branchiale chez les *Fragaroïdes*, espèce voisine de l'*Amaroucium proliferum*. Maurice, comme nous l'avons déjà vu, fait dériver le pavillon vibratile d'une invagination de la paroi branchiale et c'est précisément ce diverticule qui viendrait s'ouvrir dans la vésicule des sens et mettrait ainsi en communication toute la cavité du tube nerveux avec le sac branchial.

Lahille a décrit une semblable communication chez les larves de *Distaplia*.

Mes observations sur l'origine du tube dorsal chez les bourgeons et chez les larves des Botryllidés ne me font accepter qu'avec réserve celles de Lahille et de Maurice.

§ 8. — **Signification de l'organe vibratile.**

Nous avons laissé l'organe vibratile chez les Botryllidés au moment où son ouverture postérieure dans la cavité périviscérale venait de s'oblitérer et où il se présentait comme un simple tube droit, étendu sous l'ectoderme, et s'ouvrant antérieurement dans la vésicule branchiale, au voisinage de l'ébauche de l'ouverture branchiale. Pour connaître la véritable signification de cet organe, il est indispensable de suivre ses variations pendant toute la durée de l'évolution du blastozoïde. Quand on examine des blastozoïdes âgés qui ont au moins la moitié de la taille de l'adulte, on est frappé de ce fait que l'organe ne croît plus, il ne suit pas le blastozoïde dans son développement, de sorte que son extrémité postérieure s'éloigne de plus en plus de l'ouverture cloacale, au voisinage immédiat de laquelle il se trouvait primitivement. Mais les parois du tube subissent des différenciations.

A la partie antérieure, avant de déboucher dans la cavité branchiale, les cellules de ses parois deviennent cubiques et prennent des cils. Della Valle, le premier, a décrit cette disposition chez les Botrylles adultes. Mais ce sont surtout les différenciations de la partie postérieure de ce tube qu'il est intéressant d'examiner, afin de déterminer la véritable nature de cet organe, restée jusque-là si énigmatique. La figure 41 (Pl. III) représente une coupe passant à la fois par l'axe longitudinal de l'organe dorsal et les deux futures ouvertures d'un blastozoïde de *B. violaceus*, dont la taille est environ la moitié de celle d'un adulte et qui est par conséquent encore complètement recouvert par la tunique commune.

La partie postérieure de l'organe vibratile est légèrement renflée bien que n'ayant toujours qu'une seule assise de cellules et ne *communique plus avec la partie antérieure que par un orifice très étroit*. Les cellules des parois antérieures sont déjà sensiblement cubiques, ciliées et limitent une ouverture en forme d'entonnoir.

Chez des blastozoïdes de *B. violaceus* plus âgés et qui

viennent de s'ouvrir à l'extérieur depuis peu de temps, la portion terminale de l'organe est encore beaucoup plus renflée, *des cellules se détachent de ses parois* et tombent dans la cavité centrale. On les y trouve isolées et pourvues encore de leur protoplasme et de leur noyau.

Quant à la portion moyenne de l'organe, celle qui réunit le renflement terminal à l'entonnoir vibratile, elle a diminué considérablement de calibre ; elle s'étend sur la face dorsale du ganglion sous forme d'un petit cordon à parois très minces, *qui possède encore une lumière centrale très faible* qu'il n'est possible de bien reconnaître que sur des coupes transversales de l'organe.

Enfin, chez des ascidiozoïdes qui sont accompagnés de blastozoïdes âgés, c'est-à-dire chez des ascidiozoïdes qui ne sont pas loin du terme de leur évolution et de la mort, la portion terminale de l'organe dorsal présente de nouvelles modifications.

Cette portion terminale, vue de la face dorsale, se montre étendue un peu au delà de la partie postérieure du ganglion ; c'est une petite masse légèrement renflée et à laquelle le cordon mince qui la continue antérieurement donne un aspect pyriforme ; son volume est très variable chez des ascidiozoïdes de même génération et par conséquent sensiblement de même âge.

Au centre, elle présente encore quelquefois une petite cavité, reste de la cavité primitive, c'est-à-dire du cul-de-sac du tube primitif. *Mais très souvent cette cavité centrale n'existe plus*, elle a été obstruée complètement par des cellules qui se sont détachées des parois. Quelques-unes de ces cellules tombées dans la cavité présentent encore leur noyau ; mais la plupart ont un protoplasme vacuolaire, ainsi que l'indique le bleu de méthylène, pas de noyau ou seulement quelques petites granulations que le carmin colore, et une membrane extrêmement mince qui parfois ne se distingue pas des parois des vacuoles : toutes ces cellules sont en voie de gélification. C'est un processus identique que Roule (78) a ob-

servé chez la *Ciona intestinalis* et Julin (*41*) chez l'*A. scabra*.

Le cordon qui fait suite à cette masse cellulaire et qui s'étend toujours sur la face dorsale du ganglion est maintenant extrêmement réduit : *il a perdu sa lumière* et parfois sur les coupes il ne présente qu'une ou deux cellules relativement volumineux à noyau et à protoplasme clair. Il se continue en avant avec les parois du fond de l'entonnoir vibratile qui lui n'a pas changé et s'ouvre toujours un peu en avant de l'angle que forment les deux moitiés du cercle péricoronal, constituant là le *tubercule antérieur* de Savigny (84) ou le *tube hypophysaire* de Julin (41).

Ces variations qui viennent d'être exposées en détail peuvent ainsi se résumer :

Après que le tube dorsal primitif a eu perdu son ouverture postérieure, son accroissement s'est limité et n'a pas suivi celui des autres organes du blastozoïde. Les cellules du cul-de-sac primitif sont entrées en prolifération ; les nouvelles cellules se sont accumulées dans le cul-de-sac, ont distendu ses parois et l'organe est devenu pyriforme ; la prolifération continuant, *la cavité centrale tout entière a fini par être oblitérée*, le conduit lui-même a perdu sa lumière. Mais ces modifications ultimes, c'est-à-dire la disparition de toute communication de la partie postérieure et médiane avec le pavillon vibratile, ne s'observent que chez les blastozoïdes déjà très âgés et qui ne sont pas loin de mourir. Chez ceux qui sont en pleine activité, le petit cordon qui relie l'entonnoir vibratile à la partie postérieure de l'organe possède encore sa lumière. C'est par ce conduit que le liquide provenant de la fonte des cellules centrales de l'organe pyriforme s'écoule dans l'entonnoir vibratile. Les blastozoïdes de *B. smaragdus*, de *B. Schlosseri*, de diverses variétés de *B. violaceus* et de *Botrylloïdes rubrum* présentent les mêmes particularités que ceux du *B. violaceus*, en ce qui concerne les transformations successives de l'organe dorsal.

Le dernier stade que je viens de décrire, c'est-à-dire l'état de l'organe chez les ascidiozoïdes les plus âgés, est celui qu'a

observé Della Valle (*10*) chez les Botrylles. Le savant ascidiologue italien a vu :

1° La partie antérieure, constituée par un épithélium cylindrique, s'ouvrir dans la chambre branchiale ;

2° Une partie moyenne constituée *par un petit cordon solide*, quelquefois très long qui est collé, sans s'y fondre, sur la face dorsale du ganglion ;

3° Une portion terminale, solide, granuleuse, *sans communication* avec le canal de l'organe vibratile, et *qui n'avait pas*, *d'après lui*, *l'aspect d'une masse glanduleuse.*

Sur ce dernier point, l'étude que j'ai faite des variations de l'organe chez des blastozoïdes de différents âges ne me permet pas de partager l'opinion du naturaliste italien.

Il est facile de s'expliquer que Della Valle ait nié la nature glandulaire de cet organe. Il s'est fait son opinion uniquement sur des blastozoïdes âgés chez lesquels, comme nous venons de le dire, la cavité centrale de l'organe dorsal est complètement envahie par les éléments qui se sont détachés des parois et où le processus sécrétoire est par conséquent difficile à observer, d'autant plus qu'à ce moment tout conduit fait défaut.

En second lieu, Della Valle ayant vu dans les jeunes blastozoïdes l'organe vibratile et le ganglion se former aux dépens l'un de l'autre, a considéré l'organe vibratile comme un organe nerveux, bien qu'il n'ait jamais vu de nerfs aller à l'entonnoir vibratile et que chez l'adulte les deux organes ne présentent aucune trace de leur prétendue connexion primitive.

La connaissance exacte du développement de l'organe vibratile et de ses variations pendant l'évolution du blastozoïde peut seule fournir des indications précises sur la nature de cet organe, à cause des états si divers sous lesquels il se présente aux différentes époques de la vie de l'ascidiozoïde.

Aussi l'étude complète de son évolution, depuis son apparition dans le jeune bourgeon jusqu'à la mort de celui-ci, m'a-t-elle conduit à des conclusions très différentes de celles

du naturaliste italien et de tous ceux qui se sont occupés de la signification de cet organe chez des Tuniciers divers.

L'ignorance où l'on a été jusqu'aujourd'hui de son origine suffit déjà à elle seule à expliquer toutes les hypothèses qui ont été faites sur son rôle (organe olfactif de Ganin, tubercule hypophysaire de V. Beneden et Julin, etc.). Aucune de ces hypothèses n'a été étayée d'arguments suffisants pour la faire prévaloir. Même pour ceux qui s'accordent à ne voir dans l'organe vibratile qu'un simple organe glandulaire (De Lacaze-Duthiers, Ussow, Nassonow, Roule, Lahille), sa signification reste quelque peu obscure. Avant de formuler les conclusions auxquelles j'ai été conduit par l'étude de son développement, il n'est pas inutile de présenter un aperçu rapide de l'histoire de l'organe vibratile chez les autres Tuniciers où il a été étudié et de ses particularités morphologiques et histologiques. Pour ce qui est de sa fonction, depuis que Lacaze-Duthiers, Ussow et Nassonow ont montré sa nature glandulaire, tous les ascidiologues, sauf Della Valle, ont confirmé cette opinion.

Quant à ses particularités morphologiques, V. Beneden et Julin ont trouvé que chez la *Molgula ampulloides*, cet organe est une masse volumineuse parsemée de canaux qui reçoivent les produits de la glande ; mais ses dimensions, sa forme et la direction de l'entonnoir présentent de nombreuses variations avec les individus. La position relative du ganglion et de l'organe vibratile est également très variable ; mais ce sont surtout ses dimensions qui sont le plus changeantes ; ses dimensions absolues varient dans tous les sens, chez les individus de même taille, dans la proportion de 1 à 3.

Antérieurement, Julin (41) était arrivé à de semblables conclusions chez les *Phallusia mammillata*, à propos de la position et du volume de la glande ; il l'avait vue prendre de nouveaux tubes secondaires et s'atrophier graduellement. De son côté, Roule a trouvé que chez la *Ciona intestinalis*, la glande présente un grand nombre de canalicules s'ouvrant tous dans un conduit excréteur unique ; que le nombre, la

disposition des lobules sont extrêmement variables et que parfois même la glande paraît réduite à une cavité unique.

Della Valle (Ascidies composées) et Lahille (Tuniciers en général) s'accordent à dire que la portion terminale de l'organe présente un développement fort variable, et je me suis assuré, après ces auteurs, que cette partie terminale est nulle ou presque nulle chez les Polyclinidés (*Am. proliferum*, *Circinalium concrescens*, *Polyclinum sabulosum et Polycl. gelatinosum*), chez les Didemnidés (*Did. cereum*, *D. niveum*,), les Diplosomidés (*Astellium spongiforme*, *Pseudodidemnum*), les Pérophores et les Clavelines. L'entonnoir seul se montre bien caractérisé chez ces différentes espèces. Le long prolongement plein que présente le tube dorsal embryonnaire chez ces différentes espèces et dont j'ai parlé plus haut (p. 125 et suivantes), diminue peu à peu. Il est beaucoup moins long chez les ascidiozoïdes prêts à s'ouvrir à l'extérieur que chez les plus jeunes; chez les adultes cette portion terminale est plus ou moins réduite selon l'âge; elle est parfois presque nulle : sa partie antérieure seule persiste, formant l'entonnoir vibratile.

Ces quelques exemples pris à la fois chez des Ascidies simples et des Ascidies composées, suffisent à montrer combien l'organe vibratile présente de variations au point de vue morphologique, non seulement d'espèce à espèce, mais encore d'individu à individu. Je n'en citerai qu'un autre exemple fourni par les Botrylloïdes.

Chez un Botrylloïde qui présentait tous les caractères extérieurs du *B. prostratum* (Giard), j'ai trouvé immédiatement au-dessous de l'ouverture de l'organe vibratile normal une seconde ouverture ciliée conduisant dans un tube droit, cylindrique, à parois constituées par des cellules cubiques et ciliées. Ce tube se subdivisait ensuite en trois autres qui s'étendaient, en passant sous le ganglion, jusqu'au voisinage de la portion terminale de l'organe normal, où ils se terminaient en cul-de-sac. Ces trois tubes étaient très légèrement

contournés et de leurs parois se détachaient quelques cellules qui tombaient dans la cavité interne.

Tous les individus du même cormus présentaient cette seconde glande en tube jointe à l'organe normal. Il eût été intéressant d'en connaître l'origine et c'est ce que je recherchai sur les jeunes blastozoïdes qui accompagnaient les ascidiozoïdes adultes : ces jeunes blastozoïdes, de la taille de la moitié de l'adulte environ, ne présentaient absolument que l'ébauche de l'organe vibratile normal sans aucune trace de la deuxième glande. Celle-ci n'était donc qu'une formation tardive. Malgré toutes mes recherches, je ne trouvai jamais un second cormus dont les ascidiozoïdes adultes fussent possesseurs de la seconde glande, et il me fut impossible de déterminer par quel processus elle prenait naissance.

Néanmoins, je devais citer ces variations de l'organe vibratile chez le genre le plus voisin des Botrylles, à cause de l'appui qu'elles apporteront à la signification que je donnerai tout à l'heure à cet organe.

Nous pouvons remarquer en outre que si les Tuniciers fixés présentent des variations anatomiques d'un groupe à l'autre, ces variations ne sont jamais que tout à fait secondaires : on ne peut pas dire que l'estomac, l'intestin, l'organe réfringent et même la branchie présentent des différences profondes. Au contraire, l'organe dorsal se présente, comme on vient de le voir, avec de nombreuses modifications : très développé chez certains types (Ciona, Molgule, etc.), il est très réduit chez d'autres (Botryllidés) et disparaît presque complètement chez certains (Didemnidés, Polyclinidés). Ses dimensions et sa forme varient chez des individus de même espèce et de même taille (Molgules, Ciona intestinalis, Phallusia, etc.) ; nous l'avons vu bien différent chez les Botrylles qui viennent de s'ouvrir à l'extérieur et chez ceux dont l'évolution est sur le point d'être achevée.

Or, un organe qui présente de telles variations, qui va même jusqu'à disparaître presque complètement, peut-il jouer un rôle essentiel dans les manifestations vitales de l'être ? Mais

de toutes les variations qu'il présente, les plus intéressantes par les conclusions auxquelles elles conduisent, sont celles qu'il présente durant l'évolution complète d'un même blastozoïde et que j'ai été le premier à suivre chez les Botryllidés.

D'abord simple diverticule de la vésicule endodermique primitive, le tube dorsal va s'ouvrir secondairement à la partie antérieure de la vésicule branchiale, puis son ouverture postérieure s'oblitère, et cessant de croître, ses dimensions deviennent de plus en plus petites par rapport à celles du blastozoïde qui, lui, continue de grandir.

En même temps les parois du cul-de-sac prolifèrent, les nouvelles cellules formées tombent dans la cavité centrale qu'elles finissent par obstruer complètement ; la portion moyenne du conduit primitif se réduit de plus en plus de son côté et finit par ne plus être qu'un simple petit cordon présentant une ou deux cellules sur la coupe transversale ; seule, l'onverture antérieure, infundibuliforme, se montre avec ses mêmes caractères jusqu'à la mort.

Chez les autres familles d'Ascidies composées, que j'ai étudiées : Polyclinidés (*Am. proliferum* et *Circinalium concrescens*), Didemnidés (*Did. cereum* et *niveum*), Diplosomidés (*Astellium spongiforme*), chez les Pérophores et les Clavelines, le long prolongement postérieur de l'organe vibratile embryonnaire, que Kowalevsky regardait comme un filet nerveux, ne suit pas non plus l'accroissement du corps ; ses dimensions, relativement à ce dernier, deviennent de plus en plus petites, le cordon et la partie postérieure du tube disparaissent insensiblement et se montrent par suite plus ou moins développés selon l'âge du blastozoïde : chez les adultes, comme nous l'avons déjà vu, il ne reste guère que la partie antérieure différenciée en fossette vibratile, et Maurice (60) a montré que la glande des *Fragaroides* ne produit, comme chez les Botrylles, qu'un simple déchet épithélial par desquamation, « dont la destination et l'utilité sont inconnues dans l'économie de l'animal ».

Or, tous ces caractères ne sont-ils pas ceux d'un organe

qui s'atrophie progressivement? L'organe dorsal, étant donnée son apparition précoce, en même temps que les premiers indices du système nerveux, des cavités péribranchiales et du péricarde, est par conséquent un organe éminemment ancestral, qui a eu vraisemblablement un rôle actif chez les ancêtres des Tuniciers: mais sa structure, ses nombreuses variations et l'étude suivie de ces variations pendant toute la durée de l'évolution d'un même blastozoïde, montrent bien qu'il ne joue plus aucun chez les formes actuelles, et que c'est un organe en voie de disparition.

Les deux petits filets nerveux qui partent de la partie la plus antérieure du ganglion et se dirigent de chaque côté de l'organe vibratile (*nv*, fig. de la p. 30), sans toutefois se terminer dans les parois du conduit, ne sont probablement que les restes de filets plus importants sans doute qui innervaient cet organe chez les formes ancestrales.

V. Beneden et Julin ont signalé aussi deux petits filets nerveux se rendant à l'organe vibratile chez les Molgules (*M. Ampulloïdes*), Hancock (*27*) en a observé un chez des Ascidies simples.

Un autre fait qui vient à l'appui de la signification que j'attribue à l'organe vibratile, c'est que même chez les blastozoïdes non adultes de 2e génération chez les Botryllidés (la 1re génération comprenant les ascidiozoïdes ouverts à l'extérieur et en pleine vitalité), le cul-de-sac de l'organe dorsal renferme déjà des cellules qui se sont détachées de la paroi (fig. 41, pl. III). Or, de tels blastozoïdes reçoivent encore à ce moment leur nourriture du blastozoïde progéniteur ; ils ne s'ouvrent pas encore à l'extérieur; aucun de leurs organes ne fonctionne encore, ni la branchie, ni le tube digestif; seul le processus sécrétoire s'est déjà annoncé dans la partie profonde de l'organe dorsal, et à un moment où le jeune ascidiozoïde n'a besoin d'aucun produit glandulaire, puisqu'il reçoit tous ses corpuscules sanguins du parent (p. 14 et ch. VIII) et qu'aucun de ses organes n'est encore en activité.

Si cet organe jouait un rôle quelconque dans la digestion, par exemple, ou avait toute autre fonction, ne semble-t-il pas qu'il n'entrerait en activité qu'en même temps que les cellules glandulaires de l'estomac et de tous les autres organes, c'est-à-dire quand le blastozoïde, ayant acquis à son tour l'état adulte et communiquant avec l'extérieur, subvient dès lors lui-même à ses besoins et cesse d'être un parasite du blastozoïde progéniteur?

La précocité du processus sécrétoire montre donc tout simplement que l'atrophie de l'organe commence de très bonne heure chez les jeunes blastozoïdes; pour préciser, le début de cette atrophie date exactement du moment où le tube dorsal primitif a perdu sa communication postérieure.

Chez les Botryllidés, cette atrophie commence seulement après que le tube dorsal s'est ouvert dans la vésicule branchiale. Chez les Polyclinidés, les Didemnidés, les Diplosomidés, les Pérophores et les Clavelines, elle s'annonce beaucoup plus tôt (p. 123, §7).

En effet, au second stade (p. 16) quand le tude dorsal se termine antérieurement en un cul-de-sac chez les Botryllidés, il s'ouvre encore à sa partie postérieure dans la vésicule endodermique qui lui a donné naissance.

Au contraire, chez les autres espèces d'Ascidies que je viens de nommer, quand l'organe vibratile se termine par un tube aveugle à la partie antérieure du bourgeon, sa partie postérieure est déjà un petit cordon cellulaire effilé; sa communication avec la vésicule endodermique qui l'a produit est déjà rompue. Mais cette différence prouve simplement que l'oblitération de l'ouverture postérieure de l'organe vibratile embryonnaire s'effectue chez ces formes beaucoup plus tôt que chez les Botryllidés; l'atrophie de cet organe commencée ainsi beaucoup plus de bonne heure chez ces espèces, ne doit se montrer que plus avancée chez l'adulte et c'est précisément ce que vérifie l'observation; l'atrophie se continue, plus ou moins rapide, pendant toute la durée de

la vie de l'ascidiozoïde : c'est ainsi que ce qui reste de la partie postérieure et moyenne de l'organe, chez les Botrylles et les Botrylloïdes à leur mort, ne forme qu'une petite masse cellulaire très réduite, et que ce reste est à peu près nul chez les Polyclinidés, les Didemnidés et les Diplosomidés. Je considère donc cette prolifération précoce des parois postérieures de l'organe dorsal, comme une nouvelle preuve de l'exactitude de la signification que je lui attribue, à savoir qu'il n'est que *le reste d'un organe ancestral qui subit une atrophie progressive pendant toute la durée de l'évolution des blastozoïdes*, et dont le rôle fonctionnel est nul chez les espèces actuelles.

C'est au moins la conclusion à laquelle m'a conduit l'étude de l'évolution de cet organe chez les espèces d'Ascidies composées que j'ai étudiées (ch. IV, § 7) et des variations qu'il présente chez ces espèces. Elle ne pourra évidemment être généralisée que quand on aura suivi le développement de l'organe vibratile et qu'on aura étudié toutes ses variations à la fois chez les Ascidies simples et les Tuniciers nageurs.

Mais étant donné que la glande et son tube, s'ils présentent des variations secondaires, affectent toujours les mêmes rapports avec le sac branchial et le ganglion chez les différents Tuniciers, il est infiniment probable que le processus du développement de l'organe vibratile chez les A. simples et les Salpes, les Anchinies et les Doliolum est le même que chez les A. composées et que l'étude ultérieure de ces formes viendra confirmer les résultats auxquels je suis arrivé chez ce dernier groupe.

Mais déjà la connaissance du développement de l'organe vibratile chez les A. composées, exclut un certain nombre d'hypothèses qui ont été faites sur la nature de l'organe vibratile, et qui toutes sont basées sur la *morphologie de l'adulte ou des observations embryogéniques incomplètes*.

C'est Hancock (*18*) et Ganin (*27*) qui, les premiers, ont considéré l'organe vibratile comme un organe d'olfaction, et Giard

est assez disposé à adopter cette opinion, parce que le pavillon vibratile se trouve placé devant l'organe qu'il regarde comme servant à la déglutition.

Fol, chez les Appendiculaires, l'appelle *organe de l'odorat*, — Lacaze-Duthiers, *glande olfactive* chez les Molgules. Je rappelle que chez les Botrylles, un petit nerf se dirige de chaque côté de l'organe vibratile (*nv*, fig. 2, p. 155), mais il ne se termine pas dans ses parois.

Julin (41) l'homologue à l'*hypophyse* des Vertébrés : de même que chez ces derniers la glande hypophysaire se développe aux dépens d'une invagination buccale, de même Julin pense que l'organe vibratile se forme par une invagination buccale chez les Ascidies. Mais il ne s'est pas assuré de cette origine épiblastique du pavillon vibratile ; il n'a pas fait l'embryogénie des Ascidies dont il a étudié l'organisation adulte (Phallusia mentula, Corella parallelogramma, Asc. Scabra). Il n'établit cette homologie qu'en se basant *sur la probabilité de l'origine épiblastique du pavillon vibratile*, ce qui enlève par conséquent toute valeur au rapprochement qu'il fait entre l'hypophyse des Vertébrés et l'organe vibratile. Ces deux glandes peuvent posséder la même structure, avoir la même position par rapport au système nerveux et s'ouvrir dans la cavité buccale; *mais l'embryogénie seule peut permettre d'établir si leur homologie est réelle*, et elle montre précisément que cette homologie n'existe pas, puisque la glande pituitaire est une production de l'épiblaste (invagination de la membrane buccale), et que l'organe vibratile est constitué au contraire par un diverticule de la vésicule endodermique primitive.

V. Beneden, ayant constaté que la glande des *Phallusia mammillata* possédait un certain nombre de tubes excréteurs qui s'ouvraient dans la cavité péribranchiale, au lieu de s'ouvrir dans la cavité branchiale comme c'est le cas normal, en a conclu que l'organe vibratile avait dû remplir primitivement les fonctions rénales chez les Chordés.

Cette opinion a été partagée par Herdmann (30), parce que

celui-ci avait vu aussi deux individus de *Ph. mamillata* ne présenter aucun orifice dans la cavité branchiale ; mais avec cette différence toutefois, que pour lui c'est la *glande seule qui est l'homologue de l'hypophyse.* Chez les premiers Chordata, antérieurement à la séparation du rameau des Urochordes, cette glande aurait joué le rôle d'un rein sous-ganglionnaire avec des conduits couverts à la surface du corps. A ôté de cette glande existait un organe des sens très distinct placé près de l'orifice buccal (pavillon vibratile). — Plus tard, cet organe des sens se serait mis en rapport avec la glande et lui aurait servi de conduit excréteur.

Roule (78) a montré plus tard que l'opinion de V. Beneden était inadmissible parce qu'il n'y a pas de murexide dans les produits de la glande de la même Phallusia, et que les Ascidies simples possèdent un rein spécial bien caractérisé, situé à l'extrémité du canal déférent (Ciona). En même lieu Roule a vu, chez les *Phallusia mammillata*, les canaux de la glande déboucher non pas tous dans la cavité péribranchiale, mais quelques-uns aussi dans la cavité branchiale.

Enfin, Kowalevsky (44) qui avait observé une communication entre la vésicule nerveuse de la larve et la cavité digestive, regardait l'organe vibratile comme une persistance de cette communication primitive.

Les interprétations qui précèdent ne sont basées, comme on le voit, que sur des particularités morphologiques, présentées le plus souvent par une seule espèce.

Plus tard V. Beneden et Julin (92), puis Maurice (60) ont fait intervenir des considérations embryogéniques pour déter miner l'homologie de l'organe vibratile. Malheureusement, à l'exemple de V. Beneden et Julin chez la Claveline, Maurice n'a observé que des stades avancés chez les *Fragaroïdes*, et a cru voir, comme les précédents, l'organe vibratile se former par un diverticule de la cavité buccale, ce qui le fait pencher à admettre aussi l'homologie de *l'organe vibratile et de la glande hypophysaire ;* toutefois l'absence de corps pitui-

taire chez l'Amphioxus constitue une grave objection et l'empêche de formuler une opinion nette.

Or, on sait que le Fragaroïdes de Maurice ne diffère que par des caractères de minime importance de l'*Am. proliferum*, avec lequel il l'avait d'abord identifié. — Et j'ai montré plus haut (ch. IV, § 7) que l'organe vibratile se développe chez l'*Amaroucium proliferum* comme chez les Botrylles; il en est donc très vraisemblement de même chez les Fragaroïdes.

Toutes ces hypothèses qui ont été faites successivement par Hancock, Ganin et Fol, Kowalevsky, Julin et Van Beneden, Herdmann et Maurice, tombent donc d'elles-mêmes devant la connaissance exacte de l'origine de l'organe vibratile : cet organe ne se développe pas du tout comme l'organe hypophysaire des Vertébrés, ainsi que l'a supposé d'abord *a priori* Julin, et qu'ont cru le voir dans la suite V. Beneden et Julin chez les Clavelines et Maurice chez le Fragaroïdes; ce n'est pas avec la glande pituitaire qu'il faut lui chercher une homologie.

En tout cas, comment expliquer que l'organe vibratile ait son homologue chez tous les Vertébrés, excepté précisément chez le Vertébré le plus inférieur, l'Amphioxus, chez lequel on n'a rien trouvé jusqu'à présent qui représentât les traces d'une hypophyse?

Les tubes de la glande que Herdmann et V. Beneden ont vus chez la *Ph. mammillata* s'ouvrir dans la cavité péribranchiale, ceux que Roule a vus chez l'*Asc. Marioni*, déboucher dans la même cavité, ne sont évidemment (Julin l'a démontré d'ailleurs chez *Ph. Mammillata*), que des productions secondaires analogues à celles que j'ai trouvées chez un *Botrylloïdes prostatum* (pag. 139).

Ces productions présentent un grand nombre de variations, même chez une seule espèce et elles ne peuvent pas fournir de caractères précis pour rechercher des homologies, comme l'ont fait Herdmann et V. Beneden.

Enfin l'absence de terminaisons nerveuses dans les parois

de l'organe vibratile chez les Botryllidés, de même que chez les Ciona (Roule), les Fragaroïdes (Maurice), les Molgules (Lacaze), etc., contribue à enlever tout caractère sensoriel à cet organe.

En résumé, *la production très précoce* de l'organe vibratile au moyen d'un diverticule de la vésicule endodermique, montre d'abord qu'il s'agit d'un organe éminemment ancestral. Ensuite, *la rupture de la communication* avec la vésicule primitive, *l'atrophie progressive* de l'organe dans le cours de l'évolution de l'ascidiozoïde, *cette atrophie plus ou moins complète* chez les différents groupes, *l'absence de terminaisons nerveuses* et enfin *la nature des produits* renfermés dans le tube, qui ne sont autre chose que des cellules desquamées, me paraissent autant de caractères qui démontrent clairement que cet organe, après avoir joué chez les formes ancestrales un rôle sans doute important en raison de la précocité avec laquelle il apparaît encore chez les formes actuelles, *est aujourd'hui en voie de disparition et ne joue plus aucun rôle.*

Relation du ganglion et de l'organe dorsal. — Ces relation ont été décrites très exactement chez les Botrylles par Della Valle (10) qui a montré que la petite masse considérée par Savigny (84) comme un second ganglion n'était autre chose que la fossette vibratile, dont le naturaliste italien a donné pour la première fois une description que nous ne pouvons que confirmer.

Toutefois il est un fait qu'avance Della Valle et que je n'ai jamais observé sur les Botrylles de nos côtes : « La fossette vibratile, dit-il, est le plus souvent sur la face du ganglion qui regarde le sac branchial, bien qu'il y ait des cas, surtout chez les Botrylles, dans lesquels il se trouve situé sur la face externe. »

Or j'ai toujours trouvé le prolongement de l'organe vibratile situé sur la face dorsale du ganglion et jamais sur sa face ventrale. Je ne l'ai vu occuper cette dernière position que chez les A. composées des groupes voisins.

Cette différence de position me paraît trouver son expli-

cation dans le mode de fixation même de l'ascidiozoïde, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer.

Dans les colonies de Botrylles, les ascidiozoïdes au lieu d'être implantés verticalement comme le sont les ascidiozoïdes des Polyclinidés, des Clavelines et des Pérophores, avec l'ouverture branchiale à l'extrémité antérieure, sont au contraire couchés sur leur face ventrale.

Dans de telles conditions, la bouche, au lieu de rester à l'extrémité antérieure du corps, ce qui eût été une position trop défavorable pour la préhension des particules alimentaires, s'est reportée sur la face dorsale, entraînant le sac branchial dans son mouvement; un certain nombre de fentes branchiales sont même venues se placer tout à fait à la partie antérieure de l'ascidiozoïde; l'ouverture dorsale a été repoussée presque à l'autre extrémité du corps et l'intestin, au lieu de rester avec une seule ouverture comme chez les Polyclinidés, s'est recourbé une seconde fois, d'avant en arrière, pour venir placer son extrémité au niveau de l'ouverture cloacale.

Ce changement de position de la bouche, amené par le mode de fixation, explique donc à lui seul les changements du tube digestif et du sac branchial et il est très vraisemblable que la position du cordon nerveux, sous le tube dorsal, est aussi une conséquence du mode de fixation. Lahille (58) a constaté que le mode de fixation des Ciona présente de nombreuses variations et provoque aussi des changements dans la position de la branchie et des viscères. Mais toutes les Ascidies composées fixées verticalement, dont la bouche se trouve par conséquent à l'extrémité antérieure et dont le tube digestif ne présente qu'une seule courbure, ont le ganglion placé sur la face dorsale de l'organe vibratile. Toutefois ces rapports ne sont pas invariables chez tous les Tuniciers; Julin (92) a vu chez les *Molgula ampulloïdes* le ganglion occuper une position très variable par rapport au tube de la glande. Chez les Botryllidés, il n'est donc pas impossible qu'il existe des formes où le cordon nerveux soit placé directement sous l'ectoderme; peut être est-ce quelques-unes de

ces formes que Della Valle a examinées, ce qui ne les rendrait que plus intéressantes, car elles seraient une nouvelle preuve de la non fixité *des rapports du ganglion et du tube dorsal.*

§ 9. — Développement du cœur.

Della Valle (11) qui a étudié le développement du bourgeon chez les Botrylles n'a vu le cœur que quand il était déjà sous la forme d'un tube isolé et n'a pu établir par suite son origine. Toutefois il exprime son opinion sur cette question, car on trouve dans son mémoire la phrase suivante : « Tous les organes qui ne dérivent pas directement de l'endoderme (cœur, muscles, organes sexuels)... » (page 66).

Or nous avons vu le cœur (stade II), se présenter chez les bourgeons de Botrylles et de Botrylloïdes d'abord sous forme d'un petit diverticule inférieur de la vésicule endodermique primitive. Ce diverticule s'en détache complètement et se présente alors comme un petit tube un peu allongé qui constitue le péricarde (3e stade).

Les larves m'ont fourni les mêmes résultats (2e stade, ch. III).

La paroi interne du péricarde s'invagine selon toute la longueur du tube, ce qui divise sa cavité en deux : la cavité cardiaque qui chassera le sang à l'extérieur, et la cavité péricardique complètement close.

Les deux bords de l'invagination sont juxtaposés et comme cette fente ventrale du cœur est d'ailleurs appuyée sur la membrane périviscérale qui joue le rôle d'un obturateur, le sang ne peut s'échapper que par les deux ouvertures extrêmes.

Della Valle ne signale pas cette fente longitudinale du cœur. Mais par contre, je ne puis que confirmer la description qu'il a donnée de la structure de cet organe. Les cellules de la paroi péricardique sont plates, polygonales; celles du cœur, très allongées, fusiformes, avec un noyau.

Cette origine endodermique du cœur chez les Botryllidés rappelle d'ailleurs celle de ce même organe chez les autres Ascidies composées où il a été étudié : ces Ascidies sont ailleurs assez peu nombreuses.

Seeliger (86) (le fait dériver de la vésicule branchiale chez la larve et les bourgeons de Claveline et V. Beneden (95) confirme ce fait.

Chez le *Circinalium concrescens* et l'*Amaroucium proliferum*, en recherchant le développement de l'organe vibratile, j'ai pu voir le long diverticule épicardique encore en relation avec la vésicule branchiale engendrer à sa partie terminale un petit tube qui s'incurvait de très bonne heure et produisait le péricarde. Kowalevsky (45), dans son étude du bourgeonnement de l'*Amaroucium proliferum*, n'avait fait aucune observation sur l'origine du cœur.

Chez les Ciona, pour Roule (78), le cœur n'est qu'une des lacunes différenciées du tissu conjonctif : c'est une partie du grand sinus branchial inférieur un peu plus différencié que les autres conduits sanguins. Quant au péricarde, il le considère comme un prolongement du tissu conjonctif de la paroi du corps (lame mésentérique).

V. Beneden aussi avait cru voir chez les Pérophores le péricarde constitué par une cavité qui se formait secondairement dans une masse de cellules mésodermiques. Mais dans la suite, il l'a vu se détacher de la vésicule branchiale chez la Claveline, confirmant ainsi les observations de Seeliger.

Les résultats auxquels sont arrivés Seeliger et V. Beneden sur la Claveline, ceux que j'ai moi-même obtenus chez les bourgeon de *Circinalium concrescens* et d'*Am. proliferum*, chez les larves et les bourgeons des Botryllidés sont absolument concordants comme on le voit. Je ne suppose pas d'ailleurs que le cœur ait une origine différente chez les A. simples et les A. composées et par suite je doute fort de l'exactitude des vues de Roule, qui ne sont d'ailleurs basées sur aucune observation embryogénique.

§ 10. — Ganglion et nerfs chez les blastozoïdes adultes.

La structure du ganglion des Botrylles et des Botrylloïdes adultes est la même, dans ses traits essentiels, que celle

qu'Ussow et Julin ont été les premiers à faire connaître chez les Tuniciers et que Roule (*Ciona*), Maurice (*Fragaroïdes*), Lahille et Della Valle (*chez divers Tuniciers*), ont décrite à leur tour. A la périphérie, une couche corticale constituée par de grandes cellules dont le noyau très volumineux est extrêmement net et possède de nombreuses granulations chromatiques. Il n'y a pas de membrane conjonctive autour du ganglion comme chez les Molgules (de Lacaze-Duthiers, ou chez les Ciona (Roule). Au centre, une substance très nettement fibrillaire constituée par les prolongements des cellules de la périphérie; c'est seulement sur des coupes tangentielles ou longitudinales qu'on observe ces fibrilles nerveuses; sur les coupes perpendiculaires à la longueur de l'ascidiozoïde, elles sont sectionnées elles-mêmes perpendiculairement et la substance interne du ganglion paraît ponctuée. Çà et là, quelques petites cellules nerveuses se montrent noyées dans la substance fibrillaire. Sur les coupes tangentielles, on voit que les fibrilles nerveuses de la masse interne se continuent dans les gros troncs qui se détachent du ganglion; certaines d'entre elles paraissent traverser le ganglion dans toute sa longueur et se continuer dans deux nerfs diamétralement opposés; ce sont surtout les coupes tangentielles des gros bourgeons, non encore complètement adultes, qui montrent bien ces fibres qui partent d'un gros tronc, traversent le ganglion sans s'arrêter et se continuent dans un nerf qui se détache à l'extrémité opposée. Quelques cellules nerveuses se montrent à la base de chaque nerf après sa sortie du ganglion.

La méthode des coupes est insuffisante pour suivre le trajet des nerfs sur toute leur étendue ; la finesse de leurs fibrilles et leur ressemblance avec les fibres musculaires sont telles que sur les coupes soit longitudinales, soit transversales, il est impossible de distinguer un petit filet nerveux du prolongement d'une cellule conjonctive ou d'une fine fibre musculaire. Il n'y a qu'au voisinage du ganglion que les troncs qui en émergent se montrent nettement composés

d'un assemblage de très fines fibrilles parallèles, que le bleu de méthylène en particulier colore parfaitement, ce qui permet de les suivre avec certitude sur une certaine étendue de leur parcours. Leur distinction avec les muscles est alors facile; car ceux-ci prennent une teinte bleue uniforme et ne se décomposent pas en fibrilles.

Les coupes seules ne donnent donc d'indications précises que pour ce qui concerne l'origine des nerfs; pour ce point, mais pour ce point seulement, j'estime qu'elles sont précieuses parce qu'elles contrôlent les indications fournies par l'observation des blastozoïdes entiers. Les coupes faites perpendiculairement au grand axe de l'animal et qui par conséquent donnent des sections transversales des nerfs, sont moins intéressantes, parce qu'elles rendent la reconstitution des gros troncs très difficile. Il vaut mieux pratiquer des coupes tangentielles, parallèles à la face dorsale et à la face ventrale, qui intéressent les gros troncs selon leur longueur. En colorant avec des solutions fortes de bleu de méthylène (solution au 1/2 : une partie de solution concentrée + une partie d'alcool) les fibrilles nerveuses prennent une teinte bleu pâle et les muscles se colorent en bleu foncé. Sur de semblables coupes, qui ne doivent pas avoir moins de un centième d'épaisseur, et en partant du ganglion, on peut suivre les gros nerfs sur une assez grande étendue; les nerfs latéraux peuvent se suivre jusque dans la région latérale de la branchie.

Pour ce qui est des observations sur des animaux entiers, elles ne sont possibles qu'à la condition qu'ils aient été au préalable débarrassés de leur pigment. Aussi y a-t-il avantage à s'adresser de préférence aux espèces qui sont dépourvues de pigment foncé, telles que *B. Schlosseri* ou *B. Calendula* (Giard). A l'aide du rasoir on coupe un fragment de cormus tangentiellement, de façon à couper les blastozoïdes à peu près par leur milieu et à n'avoir que leur face dorsale; le trajet des nerfs, au moins dans toute la région dorsale, peut se suivre plus facilement à cause de la moins grande épaisseur de la préparation.

On dépigmente ensuite par l'eau oxygénée que l'on laisse agir jusqu'à décoloration complète. Ensuite on colore fortement par le carmin boracique, on décolore par l'alcool à 70° additionné d'HCL ; la préparation est ensuite portée dans l'alcool à 90°, puis à 100° et enfin dans l'essence de girofle.

Les fibrilles nerveuses se détachent très bien en rose clair sur le fond encore plus clair de la préparation. Les fibres musculaires sont plus foncées, d'ailleurs elles sont généralement situées plus superficiellement que les nerfs, cinq ou six passent même au-dessus du ganglion.

Il n'est pas possible de les confondre avec les nerfs si, à l'aide d'un fort objectif, on prend chacun de ceux-ci à partir du point où il sort du ganglion pour le suivre aussi loin qu'il est possible de le faire ; travail fort pénible d'ailleurs, car il n'est possible qu'à l'aide d'objectifs à immersion à cause de la finesse qu'a déjà le nerf à une très faible distance de sa sortie du ganglion.

La coloration par l'hématoxyline, toujours après dépigmentation, m'a également donné de bons résultats.

Ce procédé de coloration, et surtout le précédent, n'ont qu'un inconvénient : c'est que les préparations se décolorent très rapidement.

Ces préparations étudiées fraîches et les coupes tangentielles dont j'ai parlé tout à l'heure, m'ont permis de reconnaître les nerfs suivants partant du ganglion (fig. ci-contre) :

1° *Nerfs antérieurs.* — Deux gros troncs *ns* se détachent de la partie antérieure du ganglion, l'un à droite, l'autre à gauche de la ligne médio-dorsale ; ils passent au-dessus du cercle péricoronal, se divisent chacun en deux branches principales qui vont se perdre dans les muscles de l'ouverture branchiale ; leur trajet est donc relativement court. Ce sont les nerfs du siphon branchial ou *nerfs siphonaux antérieurs.*

2° Deux autres nerfs, plus volumineux que les précédents, se détachent également de la partie antérieure du ganglion tout au voisinage des précédents. Sur les préparations d'un blastozoïde entier ces nerfs et les précédents

paraissent se détacher d'un tronc commun, tellement leurs points d'origine sont voisins et parce que souvent, aussi, à la suite des manipulations, les deux nerfs ont empiété un peu l'un sur l'autre et se montrent superposés parfois sur une assez grande étendue. Mais les coupes tangentielles montrent que ces nerfs, si voisins qu'ils soient, ont chacun leur racine distincte.

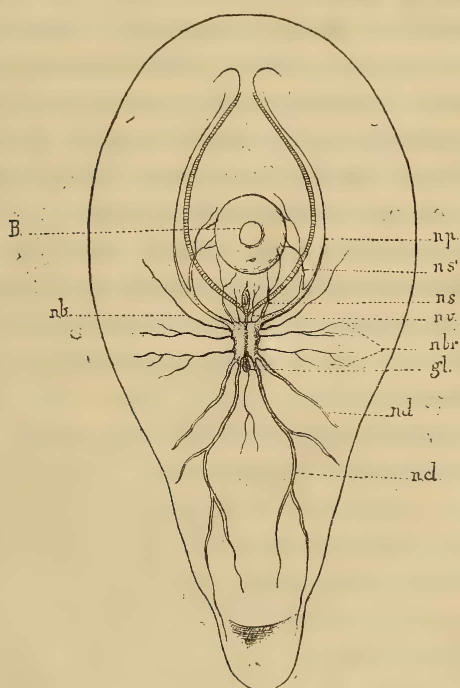


Fig. 2. — Individu adulte de *Botryllus Schlosseri* vu par sa face dorsale. — B, ouverture branchiale; *np*, nerfs péricoronaux; *ns* et *ns'*, nerfs siphonaux antérieurs; *nv*, nerfs antérieurs situés de chaque côté du pavillon vibratile; *nbr*, nerfs branchiaux; *ncl*, nerfs siphonaux postérieurs; *nd*, nerfs viscéraux? *gl*, glande de l'organe vibratile dont le conduit se continue au-dessus du ganglion.

Della Valle (10) qui a observé ces deux nerfs dit « qu'ils disparaissent bientôt dans l'espace qui se trouve au-dessus du collier vibratile et qu'il est impossible de suivre les fibres nerveuses au delà d'un certain point, telle est leur extrême ténuité et la grande ressemblance qu'elles présentent avec

les très fines fibres musculaires ». J'ai vu de mon côté l'amas de fibrilles qui constitue chaque nerf se diriger parallèlement au cercle péricoronal, puis se diviser bientôt en deux faisceaux; l'interne *ns'* passe au-dessus du collier vibratile, se divise à son tour en deux branches qui se subdivisent elles-mêmes en deux autres et vont se perdre dans les muscles de l'ouverture branchiale. *Ce sont encore des nerfs du siphon.* Quant au faisceau externe *np*, de chaque côté, je l'ai suivi très loin le long du collier vibratile qu'il suit parallèlement jusqu'au voisinage de l'endostyle. Je ne l'ai pas vu atteindre l'endostyle et rejoindre son congénère du côté opposé pour former un cercle complet, disposition que Giard (21) a décrite chez les Pérophores. Je suis plutôt porté à croire que si ces nerfs cessent subitement d'être visibles au voisinage de l'endostyle, c'est qu'ils s'enfoncent dans la région ventrale parallèlement à l'endostyle qu'ils innerveraient. Mais c'est là un point que l'observation directe ne m'a pas permis de vérifier. Ces nerfs *np* peuvent être qualifiés de *nerfs péricoronaux.*

3° Outre ces quatre gros troncs, deux petits nerfs très déliés *nv* se détachent également de la partie antérieure du ganglion, en dedans des deux premiers gros troncs dont nous avons parlé ; ils sont situés de chaque côté de l'organe vibratile, passent au-dessus du cercle péricoronal et se perdent au niveau de l'extrémité antérieure de l'organe vibratile, après s'être divisés chacun en deux ; ils ne paraissent pas atteindre les muscles de l'ouverture branchiale.

4° Deux autres *nb* se détachent du ganglion à la base même des deux gros nerfs péricoronaux et s'étendent entre le cercle péricoronal et la première rangée de fentes branchiales ; ils sont situés plus superficiellement que les précédents et après avoir suivi les nerfs péricoronaux pendant quelque temps, ils se dirigent vers les parois latérales et antérieures du blastozoïde ; leur finesse devient telle que bientôt il n'est plus possible de les distinguer des muscles. Je regrette d'autant plus cette impossibilité que j'ai des raisons de

croire, ainsi que je l'explique ailleurs (ch. IV, § 6), que le système nerveux de tout jeune blastozoïde est dû à la prolifération d'un filet nerveux appartenant au parent et qu'il est bien possible que les deux petits nerfs *nb* soient précisément ceux dont les extrémités se continuent, de chaque côté, dans le jeune blastozoïde de la génération suivante; leur direction le laisse supposer.

Telles sont les quatre paires de nerfs qui partent de la région antérieure du ganglion. Della Valle qui a étudié l'innervation des Botrylles n'a cité que deux troncs principaux antérieurs qui se perdent très tôt *un peu au delà de l'organe vibratile*. Ces observations incomplètes proviennent très probablement de ce que les deux troncs les plus volumineux, de chaque côté de la ligne médiane, sont souvent très rapprochés et parfois placés l'un au-dessus de l'autre sur une plus ou moins grande étendue de leur trajet et qu'il faut absolument avoir recours aux coupes pour reconnaître qu'ils ont chacun leur racine spéciale.

Quant aux deux autres paires, en raison de leur finesse et de leur ressemblance avec les fines fibres musculaires, ils ne peuvent être reconnus avec certitude qu'après dépigmentation complète et coloration.

2° *Nerfs latéraux*. — Ils sont au nombre de deux paires *nbr* qui s'étendent au-dessus des premières fentes branchiales. Je les ai suivis jusqu'aux parois latérales du sac branchial, d'où ils passent dans la région ventrale et il m'a été impossible encore de voir leur terminaison exacte. Ils envoient plusieurs ramifications sur la paroi dorsale du sac branchial et doivent par suite être qualifiés de *nerfs branchiaux*.

3° *Nerfs postérieurs*. — Della Valle en a signalé deux qui répandent leurs filets sur le sac branchial.

En réalité, il y a deux paires de nerfs qui se détachent de la partie postérieure du ganglion. Les deux plus externes *nd* s'étendent superficiellement en se dirigeant vers les parois latérales et passent sur la face ventrale vers le tiers postérieur du corps; je pense qu'ils vont innerver le tube digestif.

Les deux plus internes *ncl* sont très longs et très fins; ils se dirigent vers la partie postérieure de l'animal et vont se perdre de chaque côté dans la languette cloacale (*nerfs siphonaux postérieurs*).

Chacun d'eux envoie sur son parcours une première ramification que j'ai suivie jusque sur les parois latérales du corps d'où elle passe sur la face ventrale; une deuxième ramification se rend également au cloaque. La membrane cloacale reçoit donc quatre gros filets, et cette riche innervation rend compte de l'extrême sensibilité que tous les observateurs ont trouvée à cette membrane.

Un autre petit filet nerveux se détache du ganglion juste sur la ligne médio-dorsale au-dessous de la partie postérieure de l'organe vibratile. Il se divise en deux branches extrêmement fines, situées très près de l'ectoderme et qui se confondent brusquement chacune avec un muscle ; il est dès lors impossible de les suivre plus loin.

En résumé, le ganglion donne naissance à quatre paires antérieures de nerfs — à deux paires latérales — à deux paires postérieures et à un petit nerf médian postérieur. La figure ci-jointe représente l'ensemble du ganglion, des nerfs qui en partent et de l'organe vibratile, vus par la face dorsale. Il ne m'a pas été possible de suivre sur des blastozoïdes entiers ni même sur les coupes, en raison de leur finesse, les filets qui innervent le tube digestif; je suis porté à croire que les nerfs *nd* se rendent aux viscères.

Nerfs des Botrylloïdes. — Les Botrylloïdes se prêtent moins bien que les Botrylles à l'étude des nerfs sur des individus entiers, parce qu'ils ne sont pas couchés complètement sur leur face ventrale comme ces derniers et qu'il est plus difficile d'en détacher toute la région dorsale avec le rasoir. Il ne m'a donc pas été possible de suivre les nerfs des Botrylloïdes sur des préparations de blastozoïdes entiers.

Mais l'étude de coupes tangentielles ou perpendiculaires au cormus m'a montré qu'il se détachait du ganglion des *Botrylloïdes rubrum* et des *B. prostratum* les mêmes troncs

que chez les *Botryllus Schlosseri* ou les *Botryllus Smaragdus* et que, par conséquent, s'il y a des différences entre les deux genres au point de vue de l'innervation, ces différences ne peuvent être que tout à fait secondaires.

Enfin, si l'on veut bien se reporter à l'étude de Joliet (37) sur le *Pyrosoma gigantem*, on reconnaîtra que les nerfs qui partent du ganglion chez ce Tunicier, rappellent d'une manière frappante, par leur nombre et leur trajet, ceux qui existent chez les Botryllidés. La disposition du système nerveux accuse entre les deux groupes une parenté que les phénomènes de la blastogénèse confirment de leur côté (ch. XII, § 2).

§ 11. — Affinités des A. composées et des Echinodermes.

Dans l'étude du bourgeonnement du Pérophore, Kowalevsky ayant vu la vésicule endodermique primitive se diviser en trois autres par deux invaginations, fit remarquer fort justement que ce processus rappelle tout à fait celui par lequel se forment les vésicules péritonéales chez les Echinodermes.

Ce sont là les seuls rapprochements qui aient été faits entre les Tuniciers et les Echinodermes.

Le savant naturaliste russe devait bientôt attirer d'un autre côté toute l'attention des zoologistes, en montrant les rapports que la corde dorsale et le système nerveux établissent entre les Tuniciers et les Vertébrés; et les ascidiologues, dès lors occupés à discuter les rapports plus ou moins problématiques de ces deux groupes, ne se demandèrent pas si les Tuniciers ne présentaient pas quelque lien de parenté, non seulement avec des groupes plus élevés en organisation tels que les Vertébrés, mais encore avec quelque autre groupe inférieur.

Il est vrai que l'étude de ces rapports ne pouvait être entreprise tant que l'embryogénie des Ascidies simples et des Ascidies composées n'aurait pas révélé au moins les particularités essentielles de l'organogénèse chez les larves et les bourgeons.

Après les travaux de V. Beneden et Julin sur la Claveline,

ceux de Kowalevsky sur les bourgeons de Pérophore et des Amarouques, ces essais pouvaient être tentés. — Néanmoins, il restait encore à élucider — après les travaux de ces naturalistes — la question de l'origine et de la *nature de l'organe vibratile :* Kowalevsky et Seeliger l'avaient assimilé à un tube nerveux; V. Beneden et Julin chez la Claveline, de même que Maurice chez les Fragaroïdes se sont aussi mépris sur sa véritable origine (ch. IV, § 7); son développement était également très mal connu chez les Botrylles.

Or la connaissance exacte de l'évolution de l'organe vibratile me paraît jeter un jour nouveau sur les affinités des Ascidies composées avec les Échinodermes.

Les relations des Tuniciers avec les Echinodermes que Kowalevsky (46) indiquait au sujet de l'origine identique des vésicules péritonéales des uns et des sacs péribranchiaux des autres, sont plus étroites que ne l'a pensé le naturaliste russe.

C'est principalement des Crinoïdes que se rapprochent les Ascidies composées.

Rappelons en quelques mots les processus de formation des différentes cavités chez les Crinoïdes, les variations que présentent ces processus chez les autres groupes d'Échinodermes pouvant être considérées comme secondaires.

Götte a décrit chez la Comatule trois diverticules de la cavité entérique primitive qui s'isolent de celle-ci, plus celui qui s'allonge pour constituer l'œsophage. Ce sont :

1° Deux diverticules latéraux ou vésicules péritonéales qui deviennent dans la suite l'un dorsal, l'autre ventral. Ce dernier envoie à son tour un long diverticule dans l'axe du pédoncule, que M. Ed. Perrier a revu à son tour et qu'il a qualifié d' « axe péritonéal ».

2° La troisième vésicule (vésicule aquifère) se détache un peu plus tard de la cavité entérique; elle se place de façon à être entourée de toutes parts par la vésicule péritonéale dorsale et, continuant de croître, elle arrive à former un anneau complet qui deviendra l'*anneau ambulacraire.*

Cet anneau aquifère communique à l'extérieur par un

tube qui se développe également de très bonne heure et est situé sur la face dorsale (tube hydrophore de Perrier).

Ce n'est que dans la suite que le canal unique de la larve est bientôt accompagné d'un grand nombre d'autres qui apparaissent successivement et vont tous s'ouvrir au dehors par des entonnoirs vibratiles. De plus leur région moyenne se cloisonne et entre en relation avec des canaux dépendant de la cavité générale.

Or ces différentes parties de la larve des Crinoïdes, vésicules péritonéales, vésicule aquifère, axe péritonéal, cavité entérique, ont leur homologue chez les larves des Ascidies composées :

1° Chez les larves et chez les bourgeons des Botryllidés, chez les Polyclinidés, les Pérophores et les Clavelines, *la vésicule médiane* qui reste après la séparation des deux sacs péribranchiaux engendre la cavité branchiale et la cavité digestive.

La portion qui reste de la vésicule primitive chez les Crinoïdes après la séparation des trois vésicules dont nous avons parlé produit également le tube digestif.

Je ne puis malheureusement pas comprendre dans cette comparaison les Ascidies simples, chez lesquelles le développement de l'organe vibratile n'a pas été étudié du tout, et où l'origine des sacs péribranchiaux et de la cavité périviscérale n'est pas encore suffisamment bien établie.

2° Chez les Botryllidés, les Polyclinidés, les Pérophores et les Clavelines, *les deux vésicules latérales qui se séparent de la cavité primitive* accolent leur feuillet interne à la branchie dans la région antérieure ; le feuillet externe s'accole à l'ectoderme.

Les deux vésicules péritonéales des Crinoïdes sont formées par un processus identique à celui des sacs péribranchiaux des Ascidies composées, elles sont disposées de même tout autour de la cavité entérique et *doivent être considérées comme les homologues de ces derniers*.

3° *La cavité du pédoncule des larves de Crinoïdes* (axe

péritonéal de Perrier) constituée par un long prolongement de la vésicule péritonéale inférieure *est l'homologue du tube* qui parcourt dans toute sa longueur le pédoncule si remarquablement développé des Polyclinidés, des Pérophores et des Clavelines, et auquel V. Beneden et Julin ont appliqué la dénomination de *tube épicardique.*

Kowalevsky (45 et 45), le premier, a indiqué que le long stolon des Amarouques et des Pérophores était parcouru par un tube qui paraissait provenir de la vésicule endodermique primitive.

V. Beneden et Julin (*95*) ont étudié le développement de ce tube avec la plus grande précision chez les Clavelines et les Pérophores, et l'ont vu se former par deux diverticules de la cavité branchiale qui ne tardent pas à se réunir et à s'étendre jusqu'à l'extrémité du pédoncule.

Les recherches que j'ai faites moi-même sur ces deux mêmes espèces pour élucider l'origine de l'organe vibratile (ch. IV, § 7) m'ont démontré toute l'exactitude des observations de V. Beneden et Julin sur le développement de l'épicarde. De plus, j'ai trouvé également que chez les bourgeons des *Circinalium concrescens*, Polyclinidé voisin des Amarouques, le tube épicardique se développe exactement comme chez les Clavelines et les Pérophores, et qu'il en est de même chez les bourgeons de l'*Amaroucium proliferum*, chez lesquels Kowalevsky n'en avait indiqué l'origine qu'avec doute.

Enfin, nous avons vu que les Botryllidés eux-mêmes possèdent un tube épicardique, mais qui s'est profondément modifié par suite du mode de fixation des Ascidiozoïdes (ch. IV, § 5).

Si l'on excepte pour le moment les groupes des Didemnidés et des Diplosomidés où l'étude du développement du tube épicardique n'a pas été faite, on voit que chez toutes les Ascidies composées, *le tube endodermique du pédoncule présente la même origine que l'axe péritonéal des Crinoïdes et qu'il a la même situation que ce dernier*, notamment

chez les Polyclinidés, les Pérophores et les Clavelines.

Il est vrai que chez les Crinoïdes, l'axe du pédoncule est constitué par le prolongement d'une *vésicule péritonéale*, tandis que chez les Ascidies composées l'épicarde est formé directement par la vésicule primitive; mais ce n'est là qu'une différence tout à fait secondaire qui ne peut pas détruire l'homologie des deux formations. C'est ainsi, par exemple, que personne ne conteste l'homologie de la vésicule aquifère des Crinoïdes et de celle des Astérides, bien que chez les premiers elle soit engendrée directement par la vésicule primitive, tandis que chez les Astérides elle se détache de l'une des vésicules péritonéales.

Cette homologie du tube épicardique et de l'axe péritonéal est encore confirmée par ce fait que chez les Crinoïdes (Comatule), la poche péritonéale inférieure, celle qui produit l'axe péritonéal du pédoncule, épaissit son feuillet interne pour constituer le rudiment du stolon génital, lequel se trouve par conséquent en continuité avec l'axe du pédoncule (E. Perrier). Or, chez les Polyclinidés, les Clavelines et les Pérophores, les glandes génitales sont aussi situées le long du tube épicardique.

Même origine, même position: l'homologie ne me paraît pas pouvoir être plus complète entre le tube épicardique et l'axe péritonéal.

4° Nous avons vu que le tube dorsal ou *organe vibratile embryonnaire* est formé par un diverticule de la vésicule primitive, assez étroit chez les Botrylles, les Pérophores, les Clavelines, les Polyclinidés et les Didemnidés, renflé en large vésicule chez les Botrylloïdes (fig. 28, pl. II); que ce diverticule s'ouvre secondairement à la partie antérieure de la cavité branchiale, tandis qu'il perd sa communication postérieure avec la vésicule primitive. J'ai exposé que cet organe vibratile devait être considéré comme les restes d'un organe ancestral qui a dû jouer un rôle important chez les formes primitives des Ascidies, à cause de la précocité avec laquelle il apparaît chez les formes actuelles,

et qu'il est en voie de disparition chez ces dernières où il ne joue plus aucun rôle.

Ce *diverticule dorsal* se détache de la vésicule primitive en même temps que les deux diverticules latéraux (sacs péribranchiaux) et les deux postérieurs (sac épicardique) (p. 15, 43 et 66).

Chez les Crinoïdes, *la vésicule dorsale* (vésicule aquifère) se détache aussi de la vésicule primitive en même temps que les deux vésicules latérales (vésicules péritonéales) : *La vésicule aquifère dorsale est l'homologue de la vésicule dorsale qui engendre l'organe vibratile* des Ascidies composées. — Celle-ci représente à la fois la vésicule aquifère et son tube hydrophore, mais surtout ce dernier.

Deux objections, au premier abord, paraissent s'élever contre cette homologie: 1° le tube hydrophore s'ouvre à l'extérieur, tandis que le tube de l'organe vibratile débouche dans la cavité branchiale ; 2° au tube hydrophore primitif s'en ajoutent d'autres qui s'ouvrent dans la cavité générale, tandis que l'organe vibratile, au moins chez les Ascidies composées, n'a jamais de rapports avec cette cavité.

Pour ce qui est de la première objection, il n'est pas invraisemblable de supposer que le diverticule dorsal des Ascidies s'ouvrait à l'extérieur chez leurs formes ancestrales, et que ce n'est que par suite de modifications ontogéniques que ce tube a été détourné de sa position primitive et est venu s'ouvrir dans la cavité branchiale.

Des modifications secondaires du même ordre ont d'ailleurs été observées chez les Echinodermes : chez les Holothuries, en effet, le tube hydrophore ne s'ouvre-t-il pas à l'extérieur de la larve pour se modifier ensuite et s'ouvrir dans la cavité générale chez l'adulte ? Le trajet du tube hydrophore ne varie-t-il pas avec la position de la plaque madréporique, et, dans les cas où il existe plusieurs plaques madréporiques, les canaux hydrophores ne sont-ils pas en nombre correspondant ?

De telles modifications ont pu se produire pour le diver-

ticule dorsal des formes ancestrales des Tuniciers et *l'apparition de la tunique commune a pu suffire* à elle seule pour provoquer le déplacement de ce diverticule.

D'autre part, si au tube hydrophore primitif des Crinoïdes il s'en ajoute par la suite un grand nombre d'autres qui se dilatent, se cloisonnent et s'ouvrent dans la cavité générale, des variations de même ordre s'observent chez l'organe vibratile de certaines Ascidies.

Herdmann (*29*), V. Beneden et Julin ont vu l'organe vibratile des *Phallusia mammillata* se compliquer secondairement par la formation de nouveaux tubes. Certains de ces tubes vont même s'ouvrir dans la cavité péribranchiale, de même que le tube hydrophore des Holothuries va s'ouvrir secondairement dans la cavité générale après s'être ouvert primitivement à l'extérieur. Roule (*78*) a observé une semblable disposition des tubes de l'organe vibratile chez l'*Asc. Marioni*.

J'ai signalé moi-même (ch. IV, § 8), chez une espèce de Botrylloïdes, l'existence d'un second tube terminé par trois digitations, qui s'était ajouté secondairement à l'organe vibratile primitif et qui débouchait dans le sac branchial tout au voisinage du pavillon vibratile normal.

Il est donc remarquable *que les variations du tube hydrophore primitif rappellent exactement celles que subit l'organe vibratile*, et cette constatation n'est pas faite pour détruire l'homologie que l'embryogénie révèle entre ces deux organes, pas plus d'ailleurs que les modifications qui s'établissent secondairement dans le cours du développement ne modifient les homologies primitives.

En résumé, il me paraît exister des liens de parenté réels entre les Tuniciers et les Echinodermes, principalement avec les Crinoïdes, chez lesquels seulement se montre temporairement l'axe péritonéal :

La vésicule primitive des Ascidies composées produit cinq diverticules qui s'isolent, deux latéraux (sacs péribranchiaux), un dorsal (organe vibratile), deux postérieurs qui se réunis-

sent en un seul, qui s'étend dans toute la longueur du pédoncule (sac épicardique).

La vésicule primitive des Crinoïdes (Comatule) en produit également deux latérales (vésicules péritonéales), une dorsale (vésicule aquifère avec son tube hydrophore) et une postérieure qui se détache d'une des vésicules péritonéales pour s'étendre jusqu'à l'extrémité du pédoncule.

Ces vésicules sont respectivement homologues les unes aux autres dans les deux groupes.

Concevons une larve hypothétique, telle que celle d'où dérivent les Crinoïdes et les autres Echinodermes, avec sa vésicule primitive et celles qui en naissent, c'est-à-dire les deux vésicules péritonéales, la vésicule aquifère et l'axe péritonéal. Si la portion antérieure de la vésicule primitive, au lieu de rester comme cavité digestive, se différencie en un sac respiratoire particulier muni d'un siphon externe, les deux vésicules péritonéales se trouveront dès lors accolées antérieurement à un sac branchial : la disposition ainsi réalisée est exactement celle de la cavité branchiale et des deux sacs péribranchiaux des Botrylles, par exemple.

Il y a plus : cette différenciation d'une partie de la vésicule endodermique primitive en organe respiratoire spécial, a eu évidemment pour conséquence de déterminer une transformation de la vésicule aquifère et de son tube hydrophore. Ces derniers organes n'ont plus leur raison d'exister puisque leur fonction est désormais remplie par un autre organe mieux approprié ; au lieu de la grande vésicule aquifère, il ne se développera plus guère qu'un simple petit tube ; et encore, celui-ci n'ayant aucun rôle à remplir, s'atrophie-t-il graduellement, même dans le cours de l'évolution d'un même individu. Ce sont précisément les restes de cet organe que l'on retrouve chez les Tuniciers sous forme de l'organe vibratile, restes plus ou moins considérables selon que les divers groupes de Tuniciers s'éloignent plus ou moins de la forme ancestrale primitive. Les variations de l'organe vibratile (ch. IV, § 8) viennent donc tout à fait à l'appui de mon hypo-

thèse ontogénique. L'apparition de la substance tunicière qui enveloppe l'ascidiozoïde tout entier aura contribué à déplacer l'ouverture primitive du diverticule dorsal d'autant plus facilement que celui-ci n'avait plus aucun rôle à remplir.

Il me paraît donc très vraisemblable d'admettre que les Tuniciers et les Crinoïdes dérivent d'une forme ancestrale commune ; les uns et les autres présentent encore la vésicule entérique, les deux vésicules péritonéales, la vésicule aquifère et l'axe péritonéal qui caractérisaient cette forme ancestrale.

Sans doute, le rameau parti de cette dernière pour donner les larves des Tuniciers s'est différencié beaucoup plus que celui qui a divergé pour produire les Crinoïdes; la partie antérieure de la vésicule endodermique primitive s'est transformée en un sac respiratoire spécial; une vésicule des sens, puis un organe locomoteur d'une organisation élevée sont venus rendre impossible tout rapprochement morphologique entre ces larves et les Bipinnaria ou les Pluteus, par exemple; mais les transformations ontogéniques, dans ce rameau ascidien, au moins chez certains groupes, ne sont pas profondes au point de masquer entièrement les liens de parenté avec la forme ancestrale : c'est ainsi que les Pérophores, les Clavelines, les Botryllidés et les Polyclinidés en particulier, présentent encore non seulement les vésicules péritonéales, la vésicule aquifère rudimentaire (organe vibratile), mais encore l'axe péritonéal (sac épicardique) que, dans le rameau divergent, les Crinoïdes sont seuls à avoir conservé.

Enfin, il n'est pas sans importance d'ajouter que l'embryogénie n'est pas seule à révéler des liens de parenté entre les Ascidies et les Echinodermes : les conclusions auxquelles elle m'a conduit sont confirmées par la paléontologie.

On sait que Moseley a décrit, il y a quelques années (1876), une forme curieuse d'Ascidie, l'*Hypobythius*, vivant par rois mille brasses et longuement pédonculée comme les

Crinoïdes ; son corps est pyriforme et les viscères dorsaux.

Le *Challenger* de son côté, quelques années plus tard, a recueilli une formenouvelle, *Corynascidia*, vivant également à de grandes profondeurs et dont le port général est celui de l'Hypobythius. Ces deux genres appartiendraient à la même famille (Lahille).

Or, Cope n'hésite pas à rapprocher l'Hypobythius et une forme voisine, *Chelyosoma*, de certains fossiles rangés jusque-là parmi les Crinoïdes et qui pour lui seraient plutôt des Tuniciers fossiles ; les observations du savant géologue américain sur les difficultés d'établir une démarcation précise entre les Tuniciers fossiles et les Crinoïdes n'est-elle pas une preuve de la parenté des deux groupes ?

C'est aux futures recherches embryogéniques que l'on ne manquera pas de faire chez ceux des Tuniciers dont le développement est encore mal connu, et en particulier chez les Appendiculaires, qu'il appartiendra de fixer dans quel ordre se sont succédé les différentes formes du rameau ascidien parti de la forme ancestrale primitive. Le mode de fixation ou de locomotion a déterminé chez toutes ces formes des variations telles que la morphologie restera toujours impuissante à elle seule à dresser l'arbre généalogique des Tuniciers. Ce n'est pas que j'ai eu la prétention de résoudre ce problème si complexe, par les quelques considérations embryogéniques que je viens de rapporter et qui ne sont tirées d'ailleurs que de l'étude d'un nombre très restreint de Tuniciers. Elles ne font qu'indiquer une des étapes probables du long phyllum des Tuniciers.

DEUXIÈME PARTIE

FORMATION DES COLONIES.

Bien que de nombreux travaux aient été publiés soit sur l'anatomie, soit sur la blastogénèse des Ascidies composées, ce que l'on ignore encore, c'est l'histoire complète de chaque blastozoïde depuis le moment où il apparaît sous forme d'un simple diverticule endodermique du parent, jusqu'au moment où il disparaît du cormus.

S'il est intéressant de connaître telle ou telle particularité anatomique de ces animaux, on conviendra qu'il ne l'est pas moins de savoir quelles sont les relations des divers membres d'un même cormus, le rôle que joue chacun d'eux dans l'association surtout au point de vue de la reproduction et de la nutrition. Bien des points sont encore obscurs sur ces différentes questions. Existe-t-il chez les Botryllidés de ces phénomènes connus autrefois sous le nom d'alternance des générations et que l'on a observés chez d'autres Tuniciers, tels que les Salpes et les Doliolium? C'est-à-dire la reproduction par bourgeons s'effectue-t-elle simultanément avec la reproduction larvaire ou y a-t-il alternance entre ces deux modes de reproduction? D'après Ganin (*18*), la larve seule serait dépourvue d'organes génitaux, que l'on trouverait par contre chez tous les blastozoïdes issus de cette larve. Pour Krohn (*50*) au contraire, les glandes sexuelles ne feraient leur apparition qu'après la constitution définitive de ce qu'il a appelé le *premier système* (c'est-à-dire des quatre premiers ascidiozoïdes à cloaque commun).

Je me suis appliqué à établir le cycle complet de l'évolution de chaque ascidiozoïde, qu'il dérive d'un œuf ou d'un bourgeon : question qu'il n'est pas facile de résoudre à cause des difficultés matérielles qu'il y a à observer une même colonie pendant toute la durée de son évolution ; la présence

du pigment dont on est obligé de se débarrasser pour l'examen par transparence oblige à sacrifier les animaux.

Cependant une foule de questions du plus haut intérêt ne peuvent être résolues qu'en reconstituant toute la vie de l'ascidiozoïde : C'est ainsi que Della Valle (*11*) a annoncé, mais sans en donner l'explication, que chez les colonies des Botryllidés on trouve des ascidiozoïdes mâles, d'autres femelles, d'autres hermaphrodites et enfin une quatrième catégorie qui ne portent aucune trace d'organes génitaux.

Mais si l'on se rappelle, ainsi que nous l'avons montré lors du développement du blastozoïde (p. 18) que tout bourgeon, à son début, alors même qu'il n'est encore formé que d'un simple diverticule endodermique du parent, est déjà possesseur de deux glandes hermaphrodites rudimentaires, on est forcément conduit à se demander par quelles phases successives passent ces jeunes ascidiozoïdes, pour qu'on en trouve à un moment donné qui soient seulement mâles, d'autres neutres, après avoir été tous primitivement hermaphrodites, et c'est ce que le savant ascidiologue italien a omis de nous dire.

Quelles sont les modifications qui se sont opérées dans les glandes génitales pendant le cours du développement du bourgeon ? Y a-t-il des blastozoïdes dont les follicules spermatiques seuls se développent après atrophie des ovules ou inversement ? Ou bien, au contraire, ces divers états, hermaphrodisme, mâle, neutre, représentent-ils des phases successives parcourues par un même ascidiozoïde dans le cours de son évolution ? Della Valle a aussi signalé le passage des œufs d'un ascidiozoïde chez un jeune bourgeon engendré par ce dernier : Est-ce là un simple accident, ou bien ces migrations d'éléments sexuels sont-elles des phénomènes généraux intimement liés à l'évolution même des ascidiozoïdes?

Et dans tous les cas, à quelle génération appartiennent les spermatozoïdes qui fécondent les œufs d'un ascidiozoïde donné ? Est-il vrai, comme l'a annoncé Krohn, que les œufs

d'une génération sont fécondés par les spermatozoïdes de la génération précédente?

Autant de questions que je me suis attaché à résoudre parce que leur solution conduit du même coup à la connaissance de l'évolution complète de l'ascidiozoïde. La fonction de reproduction, chez ces associations, semble en effet primer toutes les autres : chaque blastozoïde meurt, ainsi que nous l'établirons plus loin, après qu'il a laissé échapper ses larves, comme si le but unique de son existence n'avait été que de multiplier l'espèce; d'autre part, le soin qu'il a de confier aux générations suivantes, avant sa mort, les jeunes œufs qui n'ont pas été fécondés dans son sein ; enfin la multiplication par blastogénèse qui s'exerce simultanément avec la reproduction larvaire et qui s'annonce chez la larve avant même qu'elle ait quitté l'organisme maternel — tous faits que je démontre dans la suite — ne sont-ils pas autant de caractères qui prouvent, avec l'évidence la plus absolue, que chez ces animaux la fonction de reproduction domine toutes les autres, et qu'établir le cycle de l'évolution de l'ascidiozoïde c'est surtout faire l'histoire de cette fonction de la reproduction?

Mais mes premières recherches dans ce sens ne tardèrent pas à me convaincre que ces diverses questions ne pouvaient être élucidées *qu'autant qu'on connaît d'abord les relations exactes des divers membres d'une même colonie*.

J'étudierai donc en premier lieu le mode de formation d'un premier système, en partant d'un ascidiozoïde unique produit par un œuf ou par un autre bourgeon.

2° La formation des divers systèmes qui dans la suite viennent s'ajouter au système primitif;

3° Le développement et la disposition générale des tubes vasculaires qui mettent en relation les divers ascidiozoïdes d'un même cormus.

4° Enfin, je suivrai l'évolution des glandes génitales des diverses générations qui se succèdent dans le cormus.

Je désignerai avec Giard, sous le nom de *système*, l'en-

semble des ascidiozoïdes qui ont un cloaque commun.

Modes d'observation. — Krohn, Giard et Della Valle qui ont fait les premières observations sérieuses sur le mode de formation des colonies chez les Botryllidés, sont arrivés à des résultats qui diffèrent sensiblement les uns des autres. Ces auteurs se sont d'ailleurs contentés d'un simple examen par transparence, et le pigment est parfois si abondant chez certaines espèces, les ascidiozoïdes si pressés les uns contre les autres, qu'il est impossible de voir les relations exactes de ces derniers.

La méthode des coupes, si elle est d'un emploi plus long et plus pénible, a au moins l'avantage de montrer des faits que ne révèle pas ou que ne révèle que difficilement l'examen par transparence : la première ébauche d'une nouvelle génération ; celle des glandes génitales, les relations vasculaires des ascidiozoïdes, etc. Ce n'est pas à dire cependant que c'est la seule méthode que je préconise pour ces recherches ; je pense au contraire que l'examen de jeunes colonies entières — après dépigmentation — doit être employé concurremment avec les coupes, parce qu'il peut seul donner des indications précises sur la topographie générale du cormus.

La baie de Saint-Vaast-la-Hougue, si riche en Synascidies de toutes sortes, m'a fourni une quantité considérable de matériaux pour cette partie de mon travail : en cherchant attentivement sur les algues et en s'aidant au besoin de la loupe, on découvre de très jeunes colonies de Botrylles ou de Botrylloïdes, les unes constituées encore par un seul ascidiozoïde, d'autres par deux, trois ou un plus grand nombre. Ce sont de telles colonies que j'ai fixées par l'acide acétique, picro-sulfurique ou picro-acéto-osmique et que j'ai débitées en coupes.

J'ai été mis en garde contre des erreurs possibles dans le choix de ces matériaux par une observation de Della Valle, dont j'ai d'ailleurs dans la suite vérifié l'exactitude : un blastozoïde encore jeune peut quitter le système auquel il

appartient, s'en éloigner plus ou moins et devenir le centre de formation d'un nouveau système : un tel blastozoïde ne doit pas être considéré comme indépendant de l'ancien système auquel il a appartenu primitivement; il ne représente pas un *ascidiozoïde complétement isolé* et ce serait à tort qu'on le regarderait comme un individu provenant d'une larve qui s'est fixée à ce point.

Aussi ai-je eu le soin de ne prendre que des jeunes colonies fixées sur des algues où les gros cormus faisaient absolument défaut et très éloignées les unes des autres : c'était le seul moyen d'avoir de jeunes colonies provenant chacune d'une larve distincte et développées indépendamment les unes des autres.

Les jeunes colonies que j'ai étudiées par transparence ont été dépigmentées par l'eau oxygénée, faiblement colorées soit au carmin, soit à l'hématoxyline et montées dans la glycérine.

Ce sont celles dont je me suis servi aussi pour l'étude de l'appareil vasculaire.

Celles qui ont été débitées en coupes ont été fixées comme je l'ai dit plus haut, colorées généralement au bleu de méthylène et au carmin aluné ou bien avec le carmin seul; il faut couper tout le cormus, sans chercher à en extraire les ascidiozoïdes dont on romprait infailliblement les relations vasculaires.

Pour l'examen par transparence, il y a avantage à s'adresser aux espèces les plus claires, *B. Schlosseri* ou *B. Aurolineatus.* Pour dépigmenter suffisamment les *B. Smaragdus* et le *B. Violaceus* on est obligé de laisser plusieurs jours dans l'eau oxygénée qui finit par détériorer les tissus; l'emploi de l'eau de Javel est trop difficile à régler.

CHAPITRE V

FORMATION DU PREMIER SYSTÈME.

§ 1. — Bourgeonnement de la larve.

A quel moment précis commence le bourgeonnement de la larve? Metschnikoff (*61*), Krohn (*50*), Giard (*21*) et Della Valle (*11*) ont observé que la *larve une fois fixée bourgeonne* ; mais les phénomènes blastogénétiques se manifestent-ils avant l'éclosion de la larve comme chez les Diplosomidés ou bien seulement après sa fixation ?

La coupe de la figure 71 (pl. V) a été fournie par une très jeune larve de *B. Violaceus* encore dans l'organisme maternel (p. 76 et 80), elle passe un peu obliquement par rapport au grand axe de la larve et intéresse la future ouverture cloacale.

La membrane péribranchiale porte à droite et à gauche un épaississement; la figure 71 représente seulement la partie postérieure de l'épaississement de droite parce que les coupes ne sont pas tout à fait perpendiculaires au grand axe de la larve. Cet épaississement de droite s'étend ensuite en avant sur cinq coupes successives. Sa position précise est donnée par la comparaison de figures 71 et 73; la première est celle d'une coupe qui passe par la future ouverture cloacale, la deuxième passe par la future ouverture branchiale : c'est dans l'intervalle compris entre ces deux coupes que se montrent les deux épaississements péribranchiaux.

Celui de gauche est beaucoup moins accentué que celui de droite, ce qui semble provenir de ce que l'intestin, qui forme une masse déjà globuleuse à gauche et en avant, refoule devant lui la membrane péribranchiale et la presse fortement.

Or, ces deux épaississements de la membrane péribranchiale externe de la larve rappellent exactement les deux épaississements latéraux de la membrane péribranchiale d'un

blastozoïde, par lesquels nous avons vu débuter tous les jeunes bourgeons (p. 10 et 40).

Le bourgeonnement de la larve s'annonce donc *bilatéral;* il en est de même chez les blastozoïdes, ainsi que je l'établis plus loin.

Dans la suite, un changement important se produit.

L'épaississement de la membrane péribranchiale de droite se renfle peu à peu en vésicule à mesure que la larve se développe. Celles qui sont tombées dans le cloaque après avoir lacéré les enveloppes maternelles et qui, par conséquent, sont à peu près complètement développées, *présentent un diverticule renflé à parois épaisses*, encore réuni par un pédicule à la membrane péribranchiale de la larve. Ce jeune bourgeon est donc au stade II que nous avons décrit dans l'histoire du développement (p. 11 et 41). A gauche, l'épaississement primitif de la membrane péribranchiale ne s'est pas renflé en vésicule ; il est resté stationnaire ; parfois il n'est même plus visible chez les larves qui éclosent et on constate encore que l'intestin a fortement repoussé cette membrane en avant et par côté. Le rudiment primitif du bourgeon de gauche ne paraît donc pas continuer son évolution.

Enfin, des larves de *B. violaceus* à leur sortie du cloaque, présentent à droite leur jeune bourgeon, sous forme d'une vésicule qui commence à se diviser en trois par deux sillons latéraux et qui est recouverte par l'ectoderme maternel. A gauche, on n'observe plus aucune trace d'un renflement de la membrane péribranchiale ; le bourgeon qui dès l'origine s'annonçait également de ce côté s'est atrophié complètement.

Chez de très jeunes larves de *Botrylloïdes rubrum*, on observe les mêmes phénomènes blastogénétiques que chez les larves des Botrylles : un épaississement à droite et à gauche de la membrane péribranchiale ; celui de droite se développe plus rapidement que celui de gauche, se renfle en une vésicule pyriforme à parois épaisses, mais toujours constituée par une seule assise de cellules, et reste coiffé de l'ec-

toderme maternel. Ce bourgeon se révèle sur les larves entières par une légère saillie latérale.

Le tube digestif est aussi rejeté en avant et à gauche et repousse devant lui la membrane péribranchiale comme chez les Botrylles; et il en résulte de même que le rudiment du blastozoïde qui s'annonçait primitivement de ce côté, s'arrête dans son développement.

Chez les larves des *Botrylloïdes rubrum* qui viennent de se fixer et dont la queue commence à entrer en dégénérescence, la vésicule qui constitue le rudiment du bourgeon de droite commence à se diviser en trois vésicules secondaires par l'apparition de deux sillons latéraux (fig. 72, pl. VI). De nombreux corpuscules sanguins se montrent entre le pédicule endodermique et le pédicule ectodermique, se rendant de l'oozoïde dans le jeune blastozoïde.

A gauche, l'atrophie du bourgeon qui s'annonçait primitivement est complète.

Outre les larves de *B. violaceus* et de *Botrylloïdes rubrum*, j'ai encore étudié celles des *B. Smaragdus*, de *B. aurolineatus* et d'autres qui ne sont que des variétés de celles-ci.

Toutes m'ont présenté les mêmes particularités blastogénétiques; *toutes*, *au moment de l'éclosion*, *ne portaient plus que les rudiments du bourgeon de droite*.

J'ai suivi le développement de ces larves après leur fixation afin d'examiner si parfois, dans le cours de leur évolution, le blastozoïde de gauche n'allait pas reprendre son développement. Ce blastozoïde ne s'est jamais montré; au moment où les larves ont terminé leur évolution elles n'ont encore que leur bourgeon unique à droite.

Sur ce point je ne puis donc que confirmer les observation de Metschnikoff, de Krohn et de Della Valle.

Le bourgeonnement de la larve est donc unilatéral, après s'être annoncé à l'origine *bilatéral*, c'est-à-dire que les phénomènes sont les mêmes que chez les ascidiozoïdes nés de la larve par bourgeonnement et où la blastogénèse *normale est bilatérale* également.

Il est à remarquer que la précocité de la blastogénèse chez les larves des Botryllidés rappelle, quoique à un degré moindre, celle des larves des Diplosomidés. J'ai montré ailleurs, en effet, que les *larves de l'Astellium spongiforme* éclosent avec un blastozoïde presque adulte et les rudiments d'un second (*69* et *70*). Ce fait a été confirmé par Lahille (*58*), qui a trouvé en outre que les larves du *Pseudodidemnum* présentaient les mêmes particularités. Chez les Pyrosomes, la blastogénèse est encore beaucoup plus active que chez toutes ces espèces, puisque quatre ascidiozoïdes, engendrés par la larve, sortent de l'œuf à l'éclosion (Huxley).

D'autre part, la blastogénèse chez la larve des Botryllidés commence aussitôt que chez les blastozoïdes. On se souvient en effet (p. 37) que les bourgeons encore très jeunes, dont les cavités péribranchiales viennent à peine de se séparer de la vésicule centrale, présentent déjà les épaississements de la membrane péribranchiale qui sont les rudiments d'une nouvelle génération. Les premiers phénomènes de la blastogénèse se manifestent donc d'aussi bonne heure chez l'oozoïde que chez le blastozoïde (p. 6). On pouvait en effet penser, *a priori*, que l'identité presque absolue des processus organogéniques chez l'oozoïde et le blastozoïde se retrouverait également en ce qui concerne la précocité de la blastogénèse, et c'est ce que l'observation directe vérifie parfaitement, comme on le voit.

J'ai égalemeut porté mon attention sur les glandes génitales des oozoïdes. J'ai observé des larves fixées depuis quelque temps et dont la queue était presque complètement résorbée ; elles portaient à droite et à gauche un petit amas cellulaire sur la nature duquel il était parfois difficile de se prononcer en raison de son peu de différenciation ; mais très souvent dans cette masse cellulaire, quelques cellules étaient nettement caractérisées comme jeunes ovules ; les autres cellules de l'amas n'étaient pas différenciées.

L'oozoïde présente donc des glandes génitales très réduites, il est vrai, contrairement à l'opinion de Krohn et de Ganin,

qui, à l'examen par transparence, n'ont pas reconnu de cellules sexuelles. Mais j'établirai que ces glandes n'atteignent pas leur complet développement chez la larve, et qu'elles émigrent dans les générations suivantes où elles se développent peu à peu.

La durée assez éphémère de la larve ne laisse d'ailleurs pas le temps à ces cellules sexuelles d'arriver à maturité, tandis que d'autre part le blastozoïde, qui se développe rapidement, détourne à son profit une part considérable des matériaux nutritifs de la larve.

En résumé, la blastogénèse chez les larves de Botrylles et de Botrylloïdes s'annonce bilatérale à l'origine comme chez les blastozoïdes. Le bourgeon de gauche s'atrophie de très bonne heure et ne dépasse jamais la forme d'un simple épaississement de la membrane péribranchiale. Celui de droite se montre sous la forme d'un diverticule de la membrane péribranchiale, alors que la larve est encore dans l'organisme maternel et ne possède pas encore de fentes branchiales. A l'éclosion, le jeune blastozoïde a la forme d'une vésicule pyriforme qui commence à se diviser en trois par deux sillons latéraux ; la blastogénèse de la larve commence donc beaucoup plus tôt que ne l'ont cru Metschnikoff, Krohn, Della Valle et Giard.

L'oozoïde ne diffère pas fondamentalement du blastozoïde sous le rapport de la blastogénèse ; ils se comportent originellement l'un comme l'autre : tous deux sont doués normalement de la blastogénèse bilatérale.

La blastogénèse s'annonce d'aussi bonne heure chez les larves que chez les jeunes blastozoïdes.

Explication du bourgeonnement unilatéral de la larve. — Puisque les larves ne développent jamais que leur bourgeon de droite, après avoir manifesté à l'origine une blastogénèse nettement bilatérale comme chez les blastozoïdes, il y a lieu de rechercher quelles peuvent être les causes auxquelles il faut attribuer cette modification qui se produit à un moment donné dans la blastogénèse larvaire. *A priori*, on pense à

une de ces causes accidentelles qui modifient si souvent les phénomènes normaux de la blastogénèse chez les colonies adultes, ainsi que nous le verrons dans la suite; mais chez la larve, *il y a de particulier que l'atrophie se produit toujours régulièrement à gauche*, de sorte qu'elle n'est pas une modification isolée.

Cette modification de la blastogénèse normale s'explique aisément si on se reporte à la disposition des divers organes de la larve.

J'ai sous les yeux les croquis de cinquante-six coupes successives fournies par une larve de *Botrylloïdes rubrum* qui vient de se fixer; c'est la douzième de ces coupes qui est figurée planche VI, fig. 72 et qui représente le bourgeon unique né à droite; ces coupes ont été faites dans une direction presque rigoureusement perpendiculaire à la longueur de la larve.

L'étude de cette série de coupes montre que :

1° L'endostyle est en partie rejeté sur la face dorsale de la larve;

2° Tandis qu'à droite la membrane péribranchiale présente le diverticule du nouveau blastozoïde, à gauche, au même niveau, cette membrane péribranchiale est fortement repoussée en avant par le tube digestif; l'intestin en effet s'avance beaucoup du côté antérieur de la larve en même temps qu'il est fortement rejeté vers la gauche; par suite la partie profonde de la membrane péribranchiale se trouve de même fortement repoussée en avant et à gauche; le diamètre transversal qui passe par le bourgeon de droite intéresse l'intestin à gauche (pl. V, fig. 70 et 71).

Chez les blastozoïdes, au contraire, le tube digestif s'avance beaucoup moins en avant sous le sac branchial; la symétrie de celui-ci n'est pas détruite au moins dans son tiers antérieur, là précisément où se développent les deux bourgeons, à droite et à gauche. De sorte qu'il me paraît très plausible d'admettre que c'est l'intestin de la larve qui, fortement rejeté à gauche et en avant, repousse et comprime par cela même la membrane péribranchiale de ce même côté

gauche, et détermine l'atrophie du blastozoïde qui n'est encore représenté que par un simple épaississement.

Sans doute, une fois que la larve est fixée et qu'elle a perdu sa vésicule des sens et la corde dorsale, le tube digestif prend peu à peu la disposition qu'on lui trouve chez les blastozoïdes adultes, et dès lors la cause qui s'est opposée au développement du bourgeon de gauche disparaît. Comment se fait-il qu'à partir de ce moment, ce bourgeon qui n'a jamais dépassé le stade d'un simple épaississement, ne reprenne pas son évolution pour fournir un blastozoïde symétrique de celui qui s'est formé à droite? Puisque l'observation directe montre que ce réveil du jeune bourgeon ne se produit pas, c'est évidemment que le feuillet péribranchial ne jouit éminemment de la faculté blastogénétique que pendant une certaine période.

D'ailleurs, il y a un autre fait qui suffit à expliquer la non-réapparition de ce bourgeon de gauche : c'est la brièveté de la vie de l'oozoïde déjà constatée par Krohn, et le développement relativement considérable du blastozoïde de droite, qui détourne à son profit une quantité considérable des corpuscules sanguins de l'oozoïde.

§ 2. — Deuxième stade.

La jeune colonie ici décrite comprend :

1° Un ascidiozoïde en dégénérescence (1re *génération*);

2° Un ascidiozoïde adulte (2e *génération*);

3° Deux jeunes blastozoïdes de *troisième génération*.

Cette jeune colonie, que je prends ici comme exemple parmi les nombreuses que j'ai observées à peu près à ce stade, ne constitue qu'un tout petit cormus qu'il faut chercher avec beaucoup d'attention sur les algues. A l'œil, il ne paraît comprendre qu'un seul ascidiozoïde; après dépigmentation, le microscope révèle au contraire l'existence simultanée de trois générations.

Première génération. — Je considère l'individu en dégénérescence comme le premier représentant de la jeune co-

lonie. En effet, les parois de l'ouverture buccale et de l'ouverture cloacale sont encore reconnaissables, bien que ces ouvertures soient fermées ; la branchie est transformée en un amas granuleux. Mais le cœur et les diverticules stomacaux se montrent encore en place : la mort de l'ascidiozoïde est donc relativement récente et la tunique commune de la jeune colonie présente un si faible développement qu'on ne peut pas supposer que des ascidiozoïdes morts précédemment aient contribué à sa formation ; s'il en était ainsi, ces générations précédentes auraient d'ailleurs laissé des traces, *ne serait-ce que leurs tubes vasculaires ectodermiques qui persistent comme je l'ai démontré ailleurs* (ch. VIII) et s'ajoutent toujours à ceux des nouveaux blastozoïdes.

Or l'étude du système vasculaire de cette jeune colonie, montre que ce système ne comprend (V. ch. VIII) que les tubes de la masse en dégénérescence, ceux de l'ascidiozoïde adulte et les deux vaisseaux sous-endostylaires des deux derniers blastozoïdes; il n'y a pas de traces d'autres tubes, qui par conséquent auraient appartenu à des générations disparues.

D'autre part, c'est à la droite de la masse en dégénérescence que se trouve l'ascidiozoïde adulte, et au stade précédent nous avons vu *que c'est précisément à droite de la larve que se trouve son unique blastozoïde.*

Enfin, si l'on suit la blastogénèse de la larve fixée, on constate, ainsi que Krohn l'a vu le premier, que cette larve laisse développer son bourgeon rapidement et qu'elle-même meurt de très bonne heure.

Pour toutes ces raisons, il faut conclure que *la masse en dégénérescence représente le premier individu de la colonie, c'est-à-dire l'oozoïde.*

L'adulte, placé à sa droite, est par suite la deuxième génération, c'est-à-dire le premier blastozoïde.

Deuxième génération. — Le blastozoïde de deuxième génération est à l'état adulte; son ouverture cloacale se trouve à une certaine distance de l'extrémité postérieure du

corps et ne se distingue pas par sa forme de l'ouverture antérieure; la languette cloacale, si développée chez les cormus qui présentent un cloaque commun, n'existe pas chez ce blastozoïde.

L'ectoderme qui recouvrait le blastozoïde dans son jeune âge et qui n'est, comme on le sait, qu'une portion de l'ectoderme larvaire, *est resté en relation avec ce dernier par un pédicule creux* qui met en communication les cavités sanguines de l'oözoïde avec celles du blastozoïde : ce pédicule se montre rempli d'éléments arrondis dont le carmin colore seulement la partie centrale; ils proviennent de l'oozoïde en dégénérescence et sont absorbés par le blastozoïde.

Une autre particularité à noter chez ce blastozoïde adulte de deuxième génération, *c'est l'absence de tout rudiment de glandes génitales.*

Troisième génération. — Le blastozoïde de deuxième génération en porte deux autres, l'un à droite et l'autre à gauche du sac branchial; *ils lui sont reliés chacun par leur pédicule ectodermique* et constituent la troisième génération.

Ces jeunes blastozoïdes, dans le cormus dont je m'occupe ici spécialement, présentent leur cavité centrale qui s'allonge pour former l'intestin, mais l'estomac n'est pas différencié, les fentes branchiales sont encore absentes et ils sont enfouis profondément dans la tunique commune.

Cette troisième génération est pourvue de glandes génitales; de chaque côté du sac branchial se trouve un petit amas de cellules encore indifférenciées pour la plupart, mais dont quelques-unes présentent nettement les caractères de jeunes ovules. Ces cellules sexuelles sont les mêmes que celles que possédait l'ascidiozoïde de deuxième génération; elles *ont émigré chez ceux de la troisième*, à un moment donné, quand ces derniers étaient déjà très accusés et que leur vésicule endodermique commençait à se diviser en trois; j'expose plus loin les preuves de cette migration (p. 185).

Une quatrième génération commence à apparaître dans

cette jeune colonie : chaque blastozoïde de troisième génération présente, à droite et à gauche, un épaississement très accusé de sa membrane péribranchiale par lequel débute, comme on sait, tout nouvel ascidiozoïde.

En résumé la jeune colonie à ce stade comprend :

1° L'oozoïde primitif en dégénérescence;

2° Un blastozoïde adulte (*deuxième génération*) qui a pris naissance à droite de la larve;

3° Deux jeunes blastozoïdes (*troisième génération*) encore enfouis sous la tunique commune, formés par celui de deuxième génération, l'un à sa droite, l'autre à sa gauche;

4° Chacun de ces jeunes blastozoïdes de troisième génération porte à droite et à gauche un épaississement de la membrane péribranchiale, rudiment d'une nouvelle génération (*quatrième génération*). A cet ensemble de générations qui existent à ce moment dans la jeune colonie, *dont tous les représentants sont en relation vasculaire et dont la blastogénèse continue finira par constituer*, *comme nous le verrons*, *une colonie à nombreux individus*, on peut appliquer la dénomination *d'ascidiodème*.

Enfin il est à remarquer que la blastogénèse, *unilatérale chez la larve*, *se montre bilatérale chez tous les ascidiozoïdes dérivés de cette larve*.

J'ai observé cependant quelques colonies du même âge présentant quelques différences avec celle que je viens de décrire :

Le blastozoïde de deuxième génération ne portait qu'un seul bourgeon, à droite, avec sac branchial et intestin déjà très développés; la blastogénèse paraissait avoir été unilatérale comme chez la larve. Mais l'étude des coupes fournies par ces colonies m'a montré, à gauche du blastozoïde adulte, un très faible diverticule de la membrane péribranchiale correspondant au bourgeon de droite, et étroitement serré entre le sac branchial de l'adulte et l'oozoïde en dégénérescence; il est de toute évidence que ce blastozoïde de gauche, pressé fortement à droite et à gauche par les indi-

vidus plus anciens, n'a pu se développer librement et a avorté. Mais ses restes, si faibles qu'ils soient, n'en sont pas moins suffisants pour montrer que la blastogénèse s'est annoncée *bilatérale* chez cet ascidiozoïde comme chez tous ceux de la colonie précédente et que la disparition d'un des blastozoïdes primitifs n'est qu'un phénomène purement accidentel.

§ 3. — Troisième stade.
(Pl. VII, fig. 62.)

Colonie de *Botryllus Schosseri* un peu plus âgée que la précédente, mais n'ayant encore qu'un seul ascidiozoïde adulte.

Elle comprend :

1° Un ascidiozoïde adulte B^2 (*deuxième génération*), le même que nous avons vu au stade précédent;

2° Deux blastozoïdes déjà considérablement développés, mais non ouverts à l'extérieur B^3 (*troisième génération*);

3° Quatre blastozoïdes de *quatrième génération* B^4, encore plus jeunes.

La figure 62 (pl. VII) représente une colonie de *B. Schlosseri* de cet âge, dessinée à la chambre claire après dépigmentation et coloration. Elle est vue par sa face dorsale, ce qui explique que la partie périphérique du système vasculaire seule soit visible, le reste étant à la face inférieure de l'ascidiozoïde.

Deuxième génération. — Ce blastozoïde est celui qu'a produit l'oozoïde, lequel à ce stade n'est plus représenté que par un tout petit amas granuleux; l'adulte représente donc la deuxième génération de la colonie; c'est lui que nous avons vu au stade précédent déjà ouvert à l'extérieur et dans les deux cas il se présente avec les mêmes particularités : plus de traces d'organes génitaux, ouverture cloacale à une certaine distance de l'extrémité postérieure du corps et dépourvue de languette cloacale; petits tentacules à l'intérieur de cette ouverture cloacale comme il y en a à l'ouverture buccale, ce qui complète la ressemblance de ces deux ouvertures.

L'oozoïde ayant à peu près complètement disparu, c'est maintenant cet ascidiozoïde de deuxième génération qui est seul chargé de subvenir à la nutrition de toute la colonie, puisque toutes les générations suivantes sont enfouies dans la tunique et sont sans communication avec l'extérieur.

Troisième génération. — Au stade précédent, nous avons vu ces deux blastozoïdes dépourvus de fentes branchiales et n'ayant pas encore leur estomac différencié.

Leur développement est maintenant plus avancé, leur taille beaucoup plus volumineuse, de sorte qu'avec un peu d'attention on peut les distinguer à l'œil, l'un à droite, l'autre à gauche de l'ascidiozoïde de deuxième génération. Ils sont placés selon les rayons d'une circonférence dont le centre serait l'extrémité postérieure de l'ascidiozoïde adulte, les futures ouvertures branchiales étant toutes à la périphérie. Un pédicule ectodermique les relie toujours chacun au blastozoïde de deuxième génération.

Chacun de ces blastozoïdes, bien que de taille inférieure à celle de l'adulte, a presque tous ses organes développés : tube digestif, organe réfringent, ganglion et organe vibratile; l'endostyle a ses différentes régions différenciées, la médiane est pourvue de ses cils; le sac branchial possède un certain nombre de fentes, mais non encore ciliées. Mais la bouche et le cloaque sont encore profondément enfouis sous la tunique commune, de sorte que les trois stades successifs que nous venons d'étudier nous conduisent déjà à cette règle que nous généraliserons dans la suite : *Il n'y a jamais qu'une seule génération qui soit à l'état adulte à un moment quelconque de l'évolution d'une colonie.*

Enfin les glandes génitales de cette troisième génération présentent des particularités les plus importantes : au stade précédent elles constituaient un petit amas cellulaire situé de chaque côté du sac branchial. Nous retrouvons ici ces mêmes glandes rudimentaires, seulement elles ont changé de place : *chacune est située à la base du pédicule ectodermique qui de chaque côté fait communiquer un blastozoïde de*

quatrième génération avec celui de troisième; une portion notable de ces cellules s'est même engagée dans le pédicule et quelques-unes se sont déjà massées à droite et à gauche du futur sac branchial des ascidiozoïdes de quatrième génération : *Une traînée réunit celles qui sont à la base du pédicule avec celles qui sont déjà passées dans le bourgeon de la génération suivante.*

Conclusion : Les glandes génitales rudimentaires que l'on observe dans le jeune âge chez les deux blastozoïdes de troisième génération, *n'atteignent pas leur développement chez ceux-ci et émigrent de bonne heure dans la quatrième génération :* la colonie que je décris ici a été fixée par l'acide picro-sulfurique juste au moment où se produisait cette migration.

Quatrième génération. — Chaque blastozoïde de troisième génération en porte lui-même deux autres, l'un à droite et l'autre à gauche de son sac branchial.

Ces nouveaux ascidiozoïdes ne sont encore constitués que par une petite vésicule endodermique qui fait légèrement saillie de chaque côté du sac branchial du parent; cette vésicule porte les traces de deux sillons qui vont la diviser en trois autres secondaires. A sa droite et à sa gauche, sont les deux petits amas cellulaires qui proviennent de la génération précédente et qui constituent les glandes génitales rudimentaires.

En résumé :

1° Le blastozoïde unique issu de l'oozoïde en a produit deux autres (*troisième génération*) situés l'un à droite, l'autre à gauche de son sac branchial;

2° Les deux blastozoïdes de troisième génération en ont donné à leur tour chacun deux autres (*quatre de quatrième génération*);

3° Les deux blastozoïdes de troisième génération chez lesquels les glandes génitales s'étaient montrées bien caractérisées au stade précédent sont maintenant dépourvus de ces glandes. Celles-ci ont émigré chez les blastozoïdes de qua-

trième génération, en franchissant le pédicule ectodermique qui relie chacun de ces derniers au parent.

4° *Trois générations vivantes existent simultanément dans le jeune cormus.*

§ 4. — **Quatrième stade.**

Colonie à un individu adulte. — Cette cénobie ne diffère de la précédente que par le développement plus avancé de la deuxième et de la troisième génération. Je me contenterai par conséquent de faire les remarques suivantes :

1° Le blastozoïde de seconde génération ne diffère pas de ce qu'il était au stade précédent. Lui seul communique largement à l'extérieur par ses deux ouvertures;

2° Les deux blastozoïdes de troisième génération sont de taille presque égale à celle du parent. Mais l'ouverture branchiale et l'ouverture cloacale bien que très avancées n'existent cependant pas complètement. Ils se sont rapprochés de l'extrémité postérieure du blastozoïde de seconde génération de manière à opposer à peu près leurs ouvertures cloacales;

3° Enfin les quatre individus de quatrième génération que nous avons vus au stade précédent constitués par une simple vésicule endodermique dont les deux sillons commençaient seulement à être indiqués, ont maintenant les deux cavités péribranchiales formées, tandis que la cavité centrale s'allonge déjà pour donner l'intestin. Leur pédicule endodermique a disparu.

Cette jeune cénobie ne diffère de la précédente, comme on le voit, que par son développement un peu plus avancé : les deux blastozoïdes de troisième génération ont atteint la taille de l'adulte, ils sont sur le point de communiquer directement à l'extérieur par leur ouverture branchiale et leur ouverture cloacale. Seulement il y a à noter que ces deux blastozoïdes, au lieu de rester à leur place primitive, vers la périphérie du cormus, se sont rapprochés du centre de façon à se toucher par leur partie postérieure. Mais néan-

moins chacun a son ouverture cloacale distincte, qui ressemble à l'ouverture branchiale ; il n'y a pas de cloaque commun ni de membrane cloacale.

Trois générations successives existent encore à ce moment chez cette jeune colonie.

§ 5. — Cinquième stade.

Pl. VII, fig. 63.

La figure 63 représente, dessinée à la chambre claire et vue par la face ventrale, une colonie (*B. Schlosseri*) comprenant deux ascidiozoïdes adultes B^3 de troisième génération.

L'ascidiozoïde de la génération précédente est en dégénérescence et forme un amas granuleux encore considérable B^2 situé au fond du cormus, entre les deux adultes.

Ceux-ci portent chacun à droite et à gauche un jeune blastozoïde de quatrième génération B^4, dont la paroi péribranchiale est déjà épaissie latéralement pour produire la cinquième génération.

Les figures 62 et 63 (pl. VII) montrent très clairement les modifications qu'a subies le cormus de la figure 62 pour produire celui de la figure 63 : les deux ascidiozoïdes B^3 de troisième génération dans le cormus 62 sont maintenant complètement développés et constituent les deux adultes de la colonie 63. L'ascidiozoïde B^2 du cormus 62 est en dégénérescence et sa masse granuleuse encore considérable se montre entre les deux adultes B^3, dans la colonie de la fig. 63.

Encore à ce moment *trois générations successives* composent la colonie et une seule, la quatrième, *est pourvue de glandes génitales*. Remarquons en outre que la colonie est composée à ce moment de *deux ascidiodèmes*, constitués chacun par un adulte et les jeunes bourgeons qu'il a engendrés.

§ 6. — Sixième stade.

La petite colonie que nous venons de décrire continuant son développement, l'ascidiozoïde de deuxième génération

finit par être résorbé complètement, tandis que les deux blastozoïdes de troisième génération sont encore à l'état adulte.

La colonie se trouve alors comprendre :

1° Deux blastozoïdes adultes de *troisième génération;*

2° Quatre blastozoïdes de *quatrième génération;*

3° Huit blastozoïdes de *cinquième génération.*

Blastozoïdes de troisième génération. — Nous verrons plus loin que dans beaucoup de cas la marche normale de la blastogénèse subit des modifications accidentelles, qu'il y a avortement de certains bourgeons dans leur jeune âge ou concrescence de petites cénobies primitivement distinctes ; une petite cénobie composée de deux ascidiozoïdes adultes comme celle dont il est question ici, peut provenir non pas d'un blastozoïde unique qui les a produits par bourgeonnement, mais bien de deux ascidiozoïdes formés indépendamment l'un de l'autre par des parents différents et que le hasard a fait rencontrer.

Il s'agit donc, puisque dans cette première partie de l'étude de la formation des colonies je n'envisage que les processus nouveaux, de démontrer d'abord que les deux ascidiozoïdes de troisième génération que porte cette jeune colonie proviennent bien d'un ascidiozoïde unique de deuxième génération, et que ce ne sont pas deux ascidiozoïdes nés de parents différents.

La preuve que ce jeune cormus dérive d'un oozoïde unique en est faite par un reste très faible de l'ascidiozoïde de la génération précédente, c'est-à-dire de la deuxième génération. J'ai établi ailleurs (ch. VIII) que l'ascidiozoïde, même en dégénérescence, conserve toujours ses relations vasculaires avec les blastozoïdes qu'il a produits antérieurement et que ses vaisseaux persistent même après la disparition totale de la masse en dégénérescence.

Or, ici, la masse granuleuse, résidu de la génération précédente, se montre en relation directe par ses tubes vasculaires avec les deux ascidiozoïdes adultes. L'existence de ces tubes vasculaires suffit à démontrer avec la plus entière cer-

titude que les deux blastozoïdes adultes qui composent la jeune cénobie que nous considérons ici, proviennent bien d'un autre ascidiozoïde unique, qui représente par conséquent la deuxième génération, la première étant constituée par l'oozoïde fondateur.

Ces deux blastozoïdes de troisième génération qui, au stade précédent, étaient encore recouverts par la tunique commune, ont atteint maintenant leur complet développement. *Ce sont des ascidiozoïdes stériles*, puisque nous avons constaté la disparition de leurs glandes génitales au troisième stade précédent (p. 185).

Chacun d'eux a son ouverture cloacale distincte, dépourvue de languette et ne différant par conséquent pas de l'ouverture buccale dont elle a aussi les tentacules, bien que plus rudimentaires.

Blastozoïdes de quatrième et de cinquième génération. — Les quatre blastozoïdes de quatrième génération que nous avons laissés au dernier stade avec leur cavité péribranchiale en voie de formation, présentent maintenant les premières fentes branchiales, l'intestin est très allongé et présente un léger renflement stomacal.

Par contre, cette quatrième génération *ne présente plus de traces des glandes génitales rudimentaires* dont nous avons constaté la présence au stade précédent (p. 185 et 188). Mais en revanche, *nous les retrouvons chez les ascidiozoïdes de la cinquième génération*, où elles ont émigré. La jeune colonie dont il est question ici présente en effet huit blastozoïdes de cinquième génération, portés deux par deux par chaque blastozoïde de la génération précédente.

Deux d'entre eux ne sont encore qu'une simple vésicule endodermique faisant saillie sur les parois latérales du corps du parent. Chez les autres, cette vésicule endodermique commence à se diviser en trois autres pour produire la cavité branchiale et les deux sacs péribranchiaux. A droite et à gauche, sous l'ectoderme, chacun de ces blastozoïdes porte un petit amas cellulaire identique à celui que nous avons

constaté chez les blastozoïdes de la quatrième génération, dans leur jeune âge, et qui constitue le rudiment de chaque glande hermaphrodite.

Nous aurons à examiner si dans cette cinquième génération les glandes génitales arrivent à maturité.

En résumé, à ce stade, la jeune cénobie comprend :

1° Des traces de l'ascidiozoïde de deuxième génération;

2° Deux ascidiozoïdes adultes (troisième génération) produits par celui de deuxième génération;

3° Quatre ascidiozoïdes de quatrième génération, engendrés deux par deux par chacun de ceux de la troisième génération.

4° Huit ascidiozoïdes de cinquième génération, engendrés aussi deux par deux par chacun de ceux de la quatrième génération.

La troisième et la quatrième génération *sont dépourvues d'organes génitaux;* ce sont des générations stériles. Cependant elles ont présenté des glandes génitales dans le jeune âge, mais ces glandes n'ont jamais été que très rudimentaires et ont disparu dans le cours du développement, *émigrant dans la génération suivante.* A ce stade, c'*est la cinquième génération seule qui est pourvue de glandes génitales.*

§ 7. — **Septième stade.**

Pl. VIII, fig. 65.

La jeune colonie comprend deux ascidiozoïdes entrés en dégénérescence depuis peu de temps et quatre ascidiozoïdes adultes B^4 disposés à peu près en croix, qui en portent eux-mêmes de plus jeunes ; c'est-à-dire *qu'elle est constituée par quatre ascidiodèmes.*

Troisième génération. — Les deux blastozoïdes de troisième génération B^3 dont il a été question au stade précédent, placés d'abord sur les côtés du blastozoïde progéniteur, s'en sont éloignés peu à peu de façon à se placer à peu près dans le prolongement l'un de l'autre, les deux ouvertures cloacales

au centre. C'est dans cette situation que nous les retrouvons dans cette jeune cénobie, mais leur évolution est terminée ; leurs deux ouvertures sont contractées et recouvertes d'une mince couche de substance tunicière et la dégénérescence n'a commencé que depuis peu.

Chacun d'eux se montre encore relié par un pédicule ectodermique *Pd* avec chacun des deux blastozoïdes qu'il a produits et qui constituent la quatrième génération. Les pédicules sont remplis d'éléments provenant de la dégénérescence de la troisième génération, qui passent chez les ascidiozoïdes de la quatrième.

Quatrième génération B^4. — A ce moment ceux-ci sont complètement développés, ils ont rapproché peu à peu leur partie postérieure du centre du cormus et se sont disposés en croix ; la branchie communique largement avec l'extérieur et les quatre ouvertures cloacales, situées très près les unes des autres, sont néanmoins encore distinctes et sans languette cloacale.

Enfin un fait important à noter pour l'histoire de la reproduction, c'est que ces quatre ascidiozoïdes de quatrième génération se montrent toujours dépourvus d'organes génitaux, c'est-à-dire qu'ils sont dans le même état qu'au stade précédent.

Cinquième et sixième générations. — Chaque blastozoïde de quatrième generation en porte deux autres, l'un à droite et l'autre à gauche de son sac branchial, ce qui fait huit ascidiozoïdes de cinquième génération (B^5, pl. VIII, fig. 65).

Sur les huit blastozoïdes, cinq sont au stade où le tube dorsal est ouvert à ses deux extrémités, les autres sont un peu plus jeunes. Le pédicule ectodermique qui relie chacun d'eux au parent est rempli de corpuscules sanguins.

Leur membrane péribranchiale porte à droite et à gauche un épaississement très accusé, ébauche d'une nouvelle génération d'ascidiozoïdes (sixième génération).

Enfin, *chacun des huit blastozoïdes de cinquième génération est pourvu de deux glandes génitales* très peu volumineuses,

mais bien différenciées. Beaucoup de cellules de ces glandes ont des noyaux volumineux avec de nombreux grains de chromatine sur les coupes et une zone protoplasmique excessivement réduite.

En résumé, la jeune colonie comprend à ce stade :

1° Deux blastozoïdes B^3 de troisième génération en dégénérescence ;

2° Quatre blastozoïdes B^4 de quatrième génération ;

3° Huit blastozoïdes B^5 de cinquième génération ;

4° Chacun de ces derniers porte à droite et à gauche un épaississement de la membrane péribranchiale, premier rudiment des ascidiozoïdes de sixième génération.

Quatre générations successives, dont trois vivantes, sont donc représentées dans la colonie et *la blastogénèse continue, comme on le voit, à être bilatérale.*

Il est à remarquer toutefois que les processus de la blastogénèse ne se présentent pas toujours avec la même régularité et que les cas d'atrophie de jeunes bourgeons ne sont pas rares. Parmi les nombreuses colonies appartenant à ce stade que j'ai examinées, plusieurs ont présenté des variations sur le degré de développement des blastozoïdes de cinquième génération, qui sont au nombre de huit normalement. L'examen par transparence ne décelait souvent qu'un seul bourgeon à droite ou à gauche, *mais en réalité la blastogénèse est bilatérale ; les coupes montrent toujours, en effet, des bourgeons atrophiés* qui étaient difficilement observables par transparence.

Pour les anomalies de la blastogénèse, je renvoie au chapitre qui lui est spécialement consacré.

C'est une colonie à peu près à ce stade qui est représentée sur la figure 65 (pl. VIII) ; elle est vue par sa face inférieure.

Chacun des deux blastozoïdes de troisième génération B^3 n'y forme plus qu'une toute petite masse granuleuse encore en relation vasculaire directe avec les deux blastozoïdes de quatrième génération B^4 qui sont complètement adultes.

Chacun de ceux-ci est accompagné de deux blastozoïdes de cinquième génération B^5, inégalement développés et qui portent les rudiments de la sixième génération B^6.

La jeune colonie de la figure 64 (pl. VIII) est du même âge que la précédente. Seulement l'un des deux ascidiozoïdes B^3 de troisième génération qui sont actuellement en dégénérescence, n'a engendré qu'un seul bourgeon B^4, de sorte que cette jeune colonie ne comprend que trois ascidiozoïdes *adultes* de quatrième génération B^4, qui en portent eux-mêmes chacun deux autres B^5.

§ 8. — **Huitième stade.**

La colonie présente encore quatre ascidiozoïdes adultes comme la précédente, (quatrième génération), avec huit blastozoïdes de cinquième génération et les premiers rudiments de la sixième, mais les deux ascidiozoïdes de la troisième génération ont à peu près complètement disparu ; ils sont réduits chacun à un petit amas pigmenté B^3, fig. 65, pl. VIII.

Au fur et à mesure de cette disparition, les quatre ascidiozoïdes adultes se sont rapprochés les uns des autres par leur partie postérieure, les ouvertures cloacales convergeant vers le centre de la colonie ; ils se montrent ainsi disposés en croix. Mais la modification la plus importante que présente cette jeune colonie, c'est la formation d'un cloaque commun : la paroi du corps (ectoderme et feuillet externe périviscéral) s'est allongée peu à peu en une sorte de languette qui protège l'ouverture cloacale. Les languettes des quatre ouvertures se touchent par leur base et limitent, quand elles sont dressées, c'est-à-dire quand la colonie est épanouie, une sorte de cheminée centrale qui n'est autre chose que l'ouverture du cloaque commun.

Lorsque la formation de la colonie suit les processus normaux, et ce sont les seuls que j'envisage pour le moment, c'est donc le premier groupe de quatre ascidiozoïdes adultes (quatrième génération) qui prend un cloaque commun ; aux stades antérieurs, la jeune colonie en est dépourvue, chaque

blastozoïde a son ouverture cloacale distincte et plus ou moins éloignée des voisines.

Nous verrons plus loin qu'il y a des cas où des colonies n'ayant seulement que deux ou trois ascidiozoïdes adultes peuvent avoir cependant un cloaque commun; *ce dernier paraît se constituer chaque fois que les extrémités des ascidiozoïdes sont suffisamment rapprochées.*

§ 9. — Autres modes de formation des systèmes.

Nous venons de suivre pas à pas la formation d'un premier système à cloaque commun en partant de la larve qui s'est fixée et a bourgeonné. La constitution d'un système peut s'opérer par d'autres procédés :

Premier cas. — Il n'est pas rare de trouver dans des cénobies des blastozoïdes encore jeunes qui, au lieu de rester placés selon les rayons de l'étoile entre les blastozoïdes progéniteurs, s'éloignent au contraire de ces derniers, repoussés par le grand développement que prennent ceux-ci; le manque de place entre les adultes les oblige à émigrer à la périphérie; leur partie postérieure, d'abord dirigée vers le centre de la colonie, prend peu à peu une direction presque opposée, mais ils conservent toutefois leurs relations vasculaires avec le parent. Dès lors le blastozoïde qui a ainsi émigré se comporte absolument comme le premier blastozoïde formé par la larve et jette, par les mêmes processus, les bases d'un nouveau système qui sera adjacent au précédent, et qui sera aidé dans son développement par les matériaux nutritifs qui lui enverra ce dernier par l'intermédiaire : 1° du pédicule ectodermique qui relie le blastozoïde fondateur au parent; 2° par les deux tubes vasculaires (sous-intestinal et sous-endostylaire) qui mettent ce blastozoïde en relation avec le système vasculaire général de la colonie (Voir ch. VIII).

Della Valle a déjà signalé ce cas de multiplication des systèmes chez les Botrylles; mais ce n'est pas un phénomène accidentel comme semble le croire le naturaliste italien; cette émigration à la périphérie d'un système d'un

ou de plusieurs jeunes blastozoïdes lui appartenant et qui vont jeter les bases de systèmes nouveaux, constitue au contraire le procédé normal par lequel se multiplient les systèmes; ce phénomène s'observe non seulement chez les jeunes colonies qui n'ont qu'un petit nombre d'adultes, mais encore chez les cormus âgés constitués par un plus ou moins grand nombre de systèmes.

Nous avons vu précédemment comment se constituait une petite colonie à quatre ascidiozoïdes adultes, par bourgeonnement bilatéral de chaque ascidiozoïde; on conçoit que ce processus continuant, et un blastozoïde étant toujours remplacé par les deux autres qu'il a produits dans les conditions normales, le nombre des individus adultes de ce système primitif croît rapidement : de circulaire qu'il est primitivement, le système devient elliptique et quand les blastozoïdes sont trop serrés les uns contre les autres et ne laissent pas de place pour laisser intercaler tous les jeunes, quelques-uns de ceux-ci s'éloignent à la périphérie, comme nous venons de le voir, et fondent chacun un système nouveau qui s'ajoute à l'ancien. Les mêmes phénomènes de multiplication se produisent dans la suite chez les nouveaux systèmes, et c'est ainsi que se développent peu à peu des cormus qui peuvent atteindre plusieurs décimètres. Le développement est parfois si rapide que M. de Lacaze-Duthiers a pu voir, dans un de ses bacs à Banyuls, une jeune cénobie atteindre une surface grande comme la main dans l'espace de deux mois.

Toutefois cette telle rapidité dans le cas cité par l'éminent professeur de la Sorbonne, me porte à croire que le cormus a été constitué *non pas par une seule larve*, *mais bien par une agglomération de larves;* ce phénomène de concrescence larvaire est très fréquent, ainsi que je l'expose plus loin, et il est regrettable que le développement de la colonie en question n'ait pas été suivi de près à Banyuls.

Deuxième cas. — Il arrive encore que deux jeunes blastozoïdes voisins l'un de l'autre, issus d'un même parent ou

de parents différents, émigrent tous les deux vers la périphérie du système auquel ils appartiennent, *se juxtaposent par leurs ouvertures cloacales et constituent ainsi un nouveau système*, voisin du premier, et qui compte dès l'origine deux ascidiozoïdes du même âge.

J'ai observé un cas où c'étaient trois jeunes blastozoïdes qui s'étaient éloignés du système commun auquel ils appartenaient pour aller en constituer un nouveau.

Très souvent, dans ces cas, les deux ou trois ascidiozoïdes qui se sont ainsi réunis ont leurs extrémités postérieures assez rapprochées *pour que les languettes cloacales se touchent et limitent un cloaque commun*.

Troisième cas. — Les blastozoïdes produits par deux larves distinctes se réunissent parfois pour constituer un système unique. Il n'est pas rare que deux ou un plus grand nombre de larves *sorties en même temps du cloaque commun et entraînées par un même courant, se fixent les unes près des autres;* les tuniques communes entrent en concrescence, et les blastozoïdes de la deuxième génération, c'est-à-dire ceux qui sont engendrés par la larve, se trouvant placés les uns près des autres forment le premier système, qui comprend par suite autant d'adultes qu'il y a eu de larves qui sont entrées en concrescence primitivement. Même quand de telles colonies sont à l'état adulte, il est facile de reconnaître si elles proviennent d'un seul oozoïde ou de plusieurs qui se sont juxtaposés. Si une jeune cénobie est composée, par exemple, de deux ascidiozoïdes adultes et si ceux-ci proviennent d'un parent unique, celui-ci peut encore présenter des traces dans le cormus; ou tout au monis, les deux pédicules ectodermiques qui le reliaient aux deux blastozoïdes qu'il a produits existent encore et à eux seuls ils constituent une preuve suffisante de la filiation des deux blastozoïdes; il s'agit dans ce cas d'une blastogénèse tout à fait normale et ces deux blastozoïdes constituent, comme nous l'avons vu, la troisième génération.

Si, au contraire, une jeune colonie de deux ascidiozoïdes

adultes, non seulement ne présente pas de traces d'un blastozoïde progéniteur unique en dégénérescence, mais est en outre dépourvue des tubes vasculaires qui relient d'habitude le parent aux deux ascidiozoïdes qu'il a produits, il faut forcément en conclure, d'après ce que nous verrons sur la persistance du système vasculaire des ascidiozoïdes morts (ch. VIII), *que cette jeune cénobie résulte de la juxtaposition de deux adultes formés par des oozoïdes différents* qui se sont fixés l'un près de l'autre, et dont les tuniques larvaires sont entrées en concrescence. Et dans ce cas, il est à remarquer que ces deux adultes constituent la *seconde génération* et non la *troisième*, comme cela a lieu lorsque la colonie tire son origine d'une larve unique. Nous retrouverons ces phénomènes de concrescence larvaire chez les Botrylloïdes.

Formation des colonies chez les Botrylloïdes. — Les premiers processus présentent des rapports très étroits avec ceux que nous venons d'étudier chez les Botrylles, ce qui me dispensera de les exposer avec détails.

Je rappellerai seulement que les larves des Botrylloïdes (*B. rubrum*, *B. prostratum*) bourgeonnent d'aussi bonne heure que celles des Botrylles, et qu'elles ne produisent également qu'un seul bourgeon, situé du côté droit (p. 41), après avoir présenté à l'origine, à droite et à gauche de la membrane péribranchiale, l'épaississement par lequel débute tout jeune bourgeon.

La figure 72, pl. VI, représente une coupe de larve de *B. rubrum* fixée depuis quelques heures (six heures) et qui porte à droite un bourgeon dont la vésicule endodermique commence à se diviser en trois par deux invaginations latérales.

Mais chez ce premier blastozoïde, de même que chez tous ceux qui vont suivre, la blastogénèse est normalement bilatérale; dans l'étude du développement des bourgeons des Botrylloïdes nous avons vu les parois externes des deux sacs péribranchiaux à peine formés, présenter de chaque côté un épaississement notable, premier rudiment d'un nouveau blas-

tozoïde. Comme chez les Botrylles, le premier blastozoïde (deuxième génération) en donne donc deux autres qui constituent la troisième génération, laquelle se substitue à un moment donné à la seconde qui tombe en dégénérescence. Les deux ascidiozoïdes de troisième génération en produisent à leur tour quatre de quatrième génération, ceux-ci huit de cinquième génération et ainsi de suite. Les phénomènes blastogénétiques se continuent absolument comme chez les Botrylles. Comme chez ceux-ci, on trouve toujours que la génération adulte en porte une autre plus jeune, dont les ascidiozoïdes sont beaucoup moins avancés dans leur développement et enfouis dans la tunique commune.

Cette seconde génération en porte elle-même une troisième, mais dont les différents membres sont encore extrêmement réduits et constitués seulement par un diverticule plus ou moins accusé de la membrane péribranchiale externe.

Trois générations successives sont donc représentées simultanément dans le cormus; il faut y ajouter souvent une quatrième génération, celle qui est en dégénérescence (voir ch. VIII).

Ce qu'il faut noter aussi, chez les jeunes colonies de Botrylloïdes, c'est qu'on ne trouve pas chez elles la disposition rectiligne des blastozoïdes que l'on observe chez les adultes. Ces blastozoïdes, tant qu'ils ne dépassent pas six ou huit, se montrent groupés circulairement avec un cloaque central et ressemblent étonnamment à une jeune cénobie de Botrylles, surtout lorsqu'on a affaire à des espèces de Botrylloïdes un peu couchées.

Ce n'est que dans la suite, par l'effet de l'augmentation du nombre des blastozoïdes, que ceux-ci se mettent en doubles rangées rectilignes plus ou moins régulières, les ouvertures cloacales tournées les unes vers les autres.

Toutefois, il n'y a pas que les jeunes cénobies qui présentent la disposition circulaire des Botrylles. A la périphérie des cormus âgés de Botrylloïdes on observe très souvent un ou plusieurs petits systèmes circulaires ne renfermant encore

qu'un petit nombre d'ascidiozoïdes : ce sont un ou plusieurs jeunes blastozoïdes, qui au lieu de rester en ligne à côté des parents, se sont éloignés vers l'extérieur et ont jeté à leur tour les bases de nouveaux systèmes. Herdmann a figuré de semblables systèmes en voie de formation.

Ici encore la multiplication des systèmes s'opère donc comme chez les Botrylles.

Concrescence des larves. — J'ai trouvé à plusieurs reprises, tout au voisinage de cormus de *Botrylloïdes rubrum*, de petites masses rougeâtres, recouvertes d'une tunique commune qui paraissait en continuité avec celle du cormus ; à un premier examen superficiel, on eût dit une agglomération d'ampoules ectodermiques qui s'étaient prolongées au loin. L'étude de ces agglomérations m'a montré qu'il s'agissait d'une quantité de larves de *Botrylloïdes rubrum* qui, sorties probablement en même temps du cloaque, étaient venues se fixer toutes les unes près des autres. J'en ai compté jusqu'à une trentaine ainsi agglomérées.

Les coupes pratiquées dans ces agglomérations de larves m'ont montré non-seulement la dégénérescence très avancée de la queue et les blastozoïdes de première génération, avec leur vésicule endodermique qui commençait à se diviser en trois, mais ces coupes m'ont permis en outre d'établir les relations exactes des divers oozoïdes.

Chacun d'eux possédait son enveloppe tunicière particulière, avec des contours parfaitement nets en certaines régions, et adjacente à l'enveloppe des larves voisines ; sur d'autres points, au contraire, on n'observait aucune trace de démarcation entre les tuniques de deux oozoïdes voisins : la fusion des tuniques était complète.

La même concrescence s'était établie sur une certaine étendue entre la substance tunicière du cormus adulte et celle des larves les plus voisines.

Dans cette agglomération, il est à remarquer que chaque larve bourgeonnait comme si elle eût été fixée isolément ; les divers blastozoïdes produits par ces larves se trouvant

juxtaposés dès leur naissance et recouverts par une même tunique générale, donnent ainsi naissance à un nouveau cormus comptant dès l'origine autant d'ascidiozoïdes qu'il y a de larves agglomérées.

C'est à cinq ou six reprises que j'ai trouvé de semblables agglomérations de larves de Botrylloïdes, et étant donnée la facilité avec laquelle les tuniques communes entrent en concrescence, surtout dans le jeune âge, on est droit de conclure que la formation des colonies par de semblables agglomérations est un fait assez général, qui se produit chaque fois que le hasard amène plusieurs larves à se fixer auprès les unes des autres.

Accroissement d'une colonie par ovogénèse. — Les colonies de *Botrylloïdes rubrum* présentent un autre mode d'accroissement qu'il n'est pas sans importance de signaler, à cause des rapports qu'il permet d'établir à ce sujet avec d'autres ascidies composées des groupes voisins.

Gegenbaur (*19*) a observé que chez des colonies de *Didemnum gelatinosum* (variété du *Diplosoma Listeri*, Lahille), des larves, au lieu d'aller se fixer au dehors, restaient dans le cloaque maternel et y développaient leurs bourgeons, qui venaient ainsi accroître le nombre des ascidiozoïdes de la colonie. Plus récemment, Lahille (*58*) a observé des faits semblables chez le *Diplosoma Listeri* et chez une espèce voisine, le *Diplosomoïdes Lacazii*.

A deux reprises, j'ai trouvé dans la baie de Saint-Vaast des cormus de *Botrylloïdes rubrum* dont un certain nombre de larves ne s'étaient pas échappées du cloaque; ces larves étaient beaucoup plus développées que celles que l'on trouve habituellement dans le cloaque et qui ne font qu'y séjourner jusqu'à ce qu'elles s'échappent à l'extérieur.

Leur développement était le même que celui des larves fixées depuis trois ou quatre jours; chacune portait à droite un jeune bourgeon dont la vésicule endodermique était déjà divisée en trois autres. Quant aux ascidiozoïdes producteurs de ces larves, leurs ouvertures externes étaient contractées

et recouvertes par une légère couche de tunique commune, la branchie légèrement affaissée : autant d'indices d'une mort récente.

A l'intérieur du cloaque, les larves s'étaient développées librement et bourgeonnaient comme si elles eussent été fixées à l'extérieur; mais elles avaient hâté la mort des parents en distendant outre mesure la cavité cloacale. Les ascidiozoïdes produits par les larves s'ajoutant à ceux qui existaient déjà dans la colonie, il est bien exact de dire que dans ce cas la même colonie s'accroît à la fois *par ovogénèse et par blastogénèse*. Néanmoins, je considère de tels faits comme tout à fait anormaux chez les Botrylloïdes. Si chez les Diplosomidés la cavité cloacale est une vaste poche dans laquelle les larves peuvent se mouvoir presque à leur aise et en tous cas se développer sans gêner les parents, il n'en est pas de même chez les Botryllidés, où la cavité cloacale est comparativement beaucoup plus étroite et où les trois ou quatre larves de chaque ascidiozoïde ne trouvent place qu'en en distendant fortement les parois. Et si cette distension atteint un degré tel que les parois cloacales ne peuvent plus se contracter pour expulser les larves au dehors, celles-ci continuent à se développer dans le cloaque, dont elles refoulent de plus en plus les parois, au point d'interrompre la circulation dans toute la région postérieure de l'ascidiozoïde, dont elles déterminent ainsi la mort. C'est là, comme on le voit, un phénomène tout à fait accidentel; l'accroissement simultané d'une colonie de Botrylloïdes par ovogénèse et blastogénèse ne peut être considéré comme normal; seule est normale l'expulsion de la larve et sa fixation au dehors, isolément ou en compagnie d'autres larves.

§ 10. — **Formation du premier système : Résumé et historique.**

La disposition si singulière qu'affectent les individus d'un même système chez les Botrylles a depuis longtemps attiré l'attention des naturalistes. M. Giard a donné un historique très complet des vues des premiers naturalistes qui se sont occu-

pés des Botryllidés; je renvoie donc à son mémoire. Ce fut Savigny (*84*) qui le premier, après avoir fixé les caractères anatomiques des Botrylles, chercha à connaître par quels processus s'établit la curieuse association de ces animaux. Il fit la remarque fort juste que, quel que soit l'âge auquel on examine une colonie, les bourgeons latéraux sont toujours intercalés parmi les adultes ou unis entre eux, ce qui le porta à croire que les individus d'un même système ne naissent pas isolément, mais « déjà tous assemblés en système ». L'observation qu'il fit de quatre embryons dans l'œuf du Pyrosome ne fit que le confirmer dans ses vues : pour le savant naturaliste, c'était également une petite colonie toute formée qui sortait de l'œuf des Botrylles.

Un peu plus tard (1835), Sars s'occupa à son tour de la formation des colonies des Botryllidés et formula des conclusions plus précises que celles de Savigny : la larve, à son éclosion, renfermait huit embryons déjà réunis en système, et Lœvig et Kolliker décrivirent le tube digestif de ces embryons !

Metschnikoff, en 1869, montra le premier (*61*) que ces prétendus embryons ne sont autre chose que les ampoules ectodermiques de la larve, lesquelles sont constamment au nombre de huit ainsi que nous l'avons déjà vu (p. 85). Malheureusement le savant naturaliste russe ne poussa pas loin ses recherches sur la formation des colonies. « Le jeune, après s'être fixé, dit-il, commence à pousser des bourgeons latéraux. Il se forme d'abord un seul bourgeon latéral qui grossit et se multiplie à son tour par bourgeonnement. Chaque bourgeon ainsi formé latéralement devient un des rayons de la future colonie. » Là se bornent les observations de Metschnikoff; pour lui la larve ne bourgeonne qu'après sa fixation, et ses recherches tout à fait incomplètes ne lui permirent pas de formuler les lois de la blastogénèse.

A peu près à la même époque, Krohn (49 et 50) publiait deux mémoires, courts mais riches de faits, dont l'un tout entier consacré à l'étude de la formation des colonies des

Botryllidés. Giard (21) et Della Valle (11), de leur côté, sont arrivés à des résultats qui diffèrent sensiblement de ceux de Krohn. Mais tous n'ont observé le bourgeonnement de la larve qu'à partir du moment où elle s'est fixée; aucun de ces auteurs n'a recherché, comme je l'ai fait, à quel moment précis commence la blastogénèse larvaire; on se souvient que nous avons vu (p. 76 et 80) que cette blastogénèse s'annonce de très bonne heure chez les larves des Botrylles et des Botrylloïdes, alors qu'elles n'ont pas encore quitté l'organisme maternel pour se répandre dans le cloaque; quand les premières fentes branchiales s'annoncent par leurs épaississements, que les diverses parties de l'intestin de l'oozoïde ne sont pas encore différenciées et que le péricarde est à peine séparé de la vésicule branchiale primitive, le rudiment du premier blastozoïde se montre déjà chez la jeune larve sous forme d'un épaississement de la membrane péribranchiale du côté droit. Au moment de la fixation de la larve, ce jeune blastozoïde est constitué par une vésicule endodermique encore en relation avec la membrane péribranchiale qui lui a donné naissance, et qui commence déjà à se diviser en trois parties par deux sillons latéraux (pl. VI, fig. 72) : Ce n'est qu'à partir de ce stade que Krohn, Giard et Della Valle ont observé le bourgeonnement.

Il est indispensable que je rappelle en quelques mots les résultats de ces auteurs, afin de les comparer à ceux auxquels je suis arrivé de mon côté.

Les observations de Krohn ont porté sur le mode de formation du premier système; il a indiqué les principaux stades du développement de la jeune cénobie jusqu'au moment où elle renferme quatre adultes à cloaque commun. Il a vu la larve, une fois fixée, produire un bourgeon à droite; ce bourgeon se substituer à l'oozoïde après la mort de celui-ci et produire à son tour deux autres ascidiozoïdes de troisième génération. L'ascidiozoïde de deuxième génération mort, les deux suivants arrivent à l'état adulte en même temps qu'ils en produisent chacun deux autres, lesquels

constituent plus tard le premier système à cloaque commun.

Krohn n'a donc fait que constater la succession des diverses générations dans la formation d'une jeune cénobie, et n'a pas recherché si cette succession se maintenait avec les mêmes lois chez les colonies adultes. Il n'a rien dit des relations vasculaires des divers ascidiozoïdes de la jeune cénobie et c'est à tort qu'il a nié la présence des glandes génitales chez ces premières générations. En outre, d'après lui, un blastozoïde aurait presque atteint l'état adulte quand il bourgeonnerait à son tour, tandis qu'en réalité la blastogénèse s'annonce de très bonne heure chez le jeune bourgeon, ce qui fait que généralement trois générations successives existent simultanément. Mais si on laisse de côté ces quelques lacunes et ces quelques erreurs du mémoire de Krohn, pour ne retenir *que les résultats généraux auxquels il est arrivé sur la succession des premières générations*, je dois reconnaître que les faits qu'il a avancés se trouvent pleinement confirmés par les recherches que j'ai faites, tant sur de jeunes colonies entières que sur des colonies débitées en coupes minces.

Pour M. Giard, chez les Botrylles, l'oozoïde donne deux blastozoïdes de première génération. « Puis, ajoute-t-il, le blastozoïde de droite, je suppose, va à son tour donner naissance à un nouvel individu ; mais ici nous devons faire une distinction : s'il s'agit d'un Botrylle, un seul bourgeon de deuxième génération se développe, celui de droite, si le blastozoïde progéniteur est lui-même né à droite de l'oozoïde : le processus continuant suivant la même loi, on voit que les divers blastozoïdes forment une courbe plus ou moins large, suivant l'angle que les axes des animalcules font entre eux. » Chez les Botrylloïdes, M. Giard a observé que les « blastozoïdes naissent tantôt à droite, tantôt à gauche de leur parent et d'une façon alternative ».

D'où il résulte que pour le savant professeur de la Sorbonne, la blastogénèse est *bilatérale* chez la larve, unilatérale chez les blastozoïdes.

Nous avons vu ailleurs (p. 193) combien l'atrophie des jeunes blastozoïdes est fréquente, faisant croire à un bourgeonnement unilatéral chez les Botrylles; les coupes de très jeunes blastozoïdes seules m'ont permis de voir qu'à l'origine chacun d'eux portait toujours les rudiments de deux autres, et que la disparition ultérieure de ces deux derniers bourgeons ou de l'un d'eux seulement était tout à fait accidentelle. Il est donc évident que le savant professeur de la Sorbonne, pour établir les lois de la blastogénèse, aura examiné principalement des colonies dont beaucoup de jeunes ascidiozoïdes s'étaient atrophiés et dont les restes ne pouvaient guère être observés qu'au moyen des coupes : les différences entre ses résultats et les miens tiennent uniquement au procédé de recherches par les coupes que j'ai employé, et qui m'a permis de pousser l'investigation beaucoup plus loin que les zoologistes pouvaient le faire il y a vingt ans.

Pour Della Valle (*11*), il ne paraît pas y avoir de lois fixes pour la blastogénèse. « Un seul individu, dit Della Valle, se développe de la larve errante, et cet individu à son tour donne *généralement naissance à un seul bourgeon*, quelquefois à deux, l'un à droite, l'autre à gauche. Les deux bourgeons se développent rapidement et leur croissance précipitée nuit à l'individu générateur, qui meurt le plus souvent. Son corps flétri devient un petit résidu qui ne tarde pas à disparaître complètement. Parfois au lieu d'un bourgeon par côté, il s'en produit deux ou trois, mais généralement il n'y en a qu'un seul. » Cette opinion provient évidemment de ce qu'il n'a pas suivi pas à pas la formation des jeunes colonies et surtout de ce que, lui aussi, à étudié spécialement la blastogénèse chez des ascidiozoïdes déjà avancés dans leur développement, et chez lesquels des atrophies de jeunes bourgeons avaient eu par conséquent le temps de se produire; tandis qu'au contraire c'est aux très jeunes ascidiozoïdes qu'il faut s'adresser pour découvrir les véritables lois de la blastogénèse, parce que celle-ci n'a pas encore été déviée de sa marche normale par des causes accidentelles

qui souvent se produisent dans la suite du développement.

Parmi les nombreuses colonies que j'ai étudiées, je n'en ai jamais trouvé qu'une seule de *Bot. violaceus* dont chacun des six ascidiozoïdes adultes présentait deux bourgeons de chaque côté. Ces faits seraient plus fréquents chez les Botrylles du golfe de Naples, d'après Della Valle. Toutefois, comme il ajoute que « généralement il n'y a qu'un bourgeon par côté, » je suis convaincu que la blastogénèse chez les Botrylles du golfe de Naples ne présente pas de différences essentielles avec celle des Botrylles des côtes de la Manche, et que si le savant ascidiologue italien avait spécialement porté son attention sur la blastogénèse des très jeunes ascidiozoïdes, il n'aurait pas manqué de voir, comme moi, qu'ils portent toujours dans le jeune âge les rudiments d'un bourgeon à droite et à gauche, que par conséquent le bourgeonnement bilatéral est le bourgeonnement normal chez les Botryllidés et que ce n'est qu'accidentellement que se produit l'atrophie d'un bourgeon latéral ou qu'il s'en développe deux du même côté. Le jeune blastozoïde que Della Valle a représenté pl. III, fig. 33, de son mémoire et qui porte déjà les rudiments de deux autres est un exemple de blastogénèse normale et non un cas accidentel, comme semble le croire le naturaliste italien.

Résumons maintenant les résultats auxquels je suis arrivé de mon côté relativement à la formation du premier système, tant par l'étude des coupes que par l'étude de jeunes colonies entières :

1° Les phénomènes de la blastogénèse sont les mêmes chez les Botrylles et les Botrylloïdes.

2° La larve ne produit qu'un seul bourgeon (Metschnikoff, Krohn et Della Valle) ; il est situé à droite.

Ce bourgeon s'annonce sous forme d'un épaississement de la paroi péribranchiale quand la larve n'a pas encore quitté l'organisme maternel pour s'échapper dans le cloaque et que les premières fentes branchiales commencent seulement à se montrer. La larve porte aussi à gauche de la mem-

brane péribranchiale l'épaississement primitif d'un jeune bourgeon ; mais ce bourgeon s'atrophie de bonne heure, arrêté dans son développement par le tube digestif, qui repousse la membrane péribranchiale en avant et latéralement.

La blastogénèse est donc normalement *bilatérale* chez la larve comme chez les blastozoïdes.

Au moment de la ponte de la larve, le bourgeon se présente sous la forme d'une petite vésicule endodermique encore reliée à la membrane péribranchiale maternelle et qui commence à se diviser en trois portions par deux invaginations latérales (fig. 72, pl. VI).

3° Le premier blastozoïde et tous ceux qui viennent dans la suite en produisent normalement deux autres, l'un à droite et l'autre à gauche ; les jeunes sont toujours en communication avec le parent au moyen du pédicule creux qui établit la continuité entre l'ectoderme maternel et celui du jeune.

4° Il arrive très souvent que l'un des deux bourgeons ou même les deux avortent (ce dernier cas très rare), soit parce qu'ils sont trop pressés entre des ascidiozoïdes plus âgés ou contre le support du cormus, soit qu'accidentellement les corpuscules sanguins ne leur arrivent plus du parent ; les coupes permettent toujours de retrouver les traces des bourgeons atrophiés ; la blastogénèse, en apparence nulle ou unilatérale, n'en est pas moins en réalité bilatérale.

Par contre, j'ai observé une jeune colonie de *B. violaceus* dont chaque ascidiozoïde portait deux bourgeons de chaque côté.

5° J'ai observé sept stades successifs depuis la blastogénèse de la larve jusqu'au moment où la jeune colonie comprend quatre ascidiozoïdes adultes à cloaque commun.

La colonie comprend successivement :

— 1° La larve (première génération) et son jeune blastozoïde de droite (deuxième génération) encore incomplètement développé.

— 2° L'oozoïde en dégénérescence, *le blastozoïde adulte de deuxième génération* qui en porte lui-même deux jeunes de troisième génération.

— 3° *Le blastozoïde adulte de deuxième génération;* deux de troisième génération; quatre de quatrième génération produits deux par deux par chaque ascidiozoïde de troisième génération (l'oozoïde a complètement disparu) (pl. VII, fig. 62).

— 4° Un blastozoïde de deuxième génération en dégénérescence; *deux adultes de troisième génération;* quatre de quatrième génération qui en portent chacun deux de cinquième génération (pl. VII, fig. 63).

— 5° *Deux blastozoïdes adultes de troisième génération;* quatre de quatrième et huit de cinquième. Cette colonie ne diffère de la précédente que par la disparition totale du blastozoïde de deuxième génération.

— 6° Deux blastozoïdes de troisième génération en dégénérescence; *quatre de quatrième génération maintenant adultes;* huit de cinquième génération qui eux-mêmes portent les rudiments de seize de sixième génération (pl. VIII, fig. 65).

— 7° Les deux blastozoïdes de troisième génération ont complètement disparu; il reste quatre ascidiozoïdes de quatrième génération disposés en croix et *qui prennent un cloaque commun;* huit ascidiozoïdes de cinquième génération et seize de sixième.

6° De ce qui précède, il résulte qu'au premier stade de la formation de la colonie (larve et premier blastozoïde), *deux générations vivantes* sont représentées dans la colonie.

Aux stades ultérieurs, la jeune colonie comprend généralement *trois générations successives représentées par des blastozoïdes inégalement développés*, mais toujours très sensiblement de même âge dans chaque génération.

Parfois une génération en dégénérescence peut exister dans le cormus en même temps que les trois autres vivantes.

7° Tous les ascidiozoïdes d'une même génération arrivent en même temps à l'état adulte. Tous entrent en dégénérescence à peu près simultanément.

8° *Les glandes génitales rudimentaires se montrent chez toutes les premières générations de blastozoïdes et même très souvent chez l'oozoïde;* elles n'atteignent leur maturité chez aucune de ces générations et émigrent de bonne heure dans la génération suivante.

9° Plusieurs larves peuvent se fixer les unes près des autres, leurs tuniques se fusionnent et leur agglomération constitue dès l'origine une colonie unique, qui prend un cloaque commun d'autant plus tôt que les ascidiozoïdes sont plus rapprochés les uns des autres (*Botryllus violaceus* et *Botrylloïdes rubrum*).

10° Des larves peuvent accidentellement ne pas s'échapper du cloaque commun et y bourgeonner; les blastozoïdes qui prennent naissance s'ajoutent aux jeunes blastozoïdes préexistants dans la colonie et hâtent la mort des plus âgés qui ont produit ces larves (*Botrylloïdes rubrum*).

CHAPITRE VI

BLASTOGÉNÈSE CHEZ LES COLONIES AGÉES.

Une fois la première cénobie à cloaque commun constituée, la blastogénèse se continue-t-elle avec les mêmes lois? La reproduction sexuée, qui ne s'est pas effectuée jusqu'à ce moment, vient-elle modifier la reproduction par bourgeons? Ces deux modes de reproduction existent-ils simultanément ou se produit-il de ces phénomènes dits de génération alternante, tels que ceux qu'on observe chez les Salpes et les Doliolum?

Pour résoudre ces différentes questions, il est indispensable d'étudier les colonies non seulement à la belle saison, mais aux différentes époques de l'année. J'ai recueilli moi-même

ou fait recueillir dans la baie de Saint-Vaast, *à chaque mois de l'année*, des cormus de Botrylles et de Botrylloïdes. L'état de ces cormus aux diverses époques de l'année a été étudié au moyen de coupes et *in toto* après dépigmentation et coloration. Il va sans dire que les différentes colonies recueillies à la même époque ne sont pas toutes rigoureusement au même état de développement; les organes génitaux sont un peu plus ou un peu moins développés, l'ébauche des jeunes blastozoïdes plus ou moins accusée, etc. Aussi, dans la description qui va suivre, j'aurai spécialement en vue l'une des colonies que j'ai étudiées à chaque stade et qui représente un état moyen des cormus aux différentes époques de l'année. En outre, je ne parlerai ici que des colonies âgées, constituées d'un certain nombre de systèmes et chez lesquelles les organes génitaux arrivent à maturité. Voici à quels résultats je suis arrivé sur les transformations successives qu'éprouvent ces colonies d'une année à l'autre, dans les conditions normales.

Prenons comme point de départ l'état des colonies âgées de *B. violaceus* recueillies en juillet.

Dans les cormus on trouve :

1° Une première génération comprenant *les ascidiozoïdes adultes*, dont la branchie et le cloaque sont ouverts à l'intérieur. De chaque côté du sac branchial sont deux ou trois larves, le plus souvent deux, qui ont déchiré partiellement, en grossissant, la membrane péribranchiale maternelle et font fortement saillie dans la cavité péribranchiale (Pl. VI, fig. 76).

La glande mâle se montre avec des spermatozoïdes mûrs qui s'échappent dans la cavité péribranchiale par le court canal déférent (Pl. VII, fig. 83).

2° Chacun de ces ascidiozoïdes adultes est en relation *avec deux autres plus jeunes*, l'un à droite, l'autre à gauche de son sac branchial ; il communique avec chacun d'eux par un tube ectodermique qui n'est autre chose que le pédicule ectodermique qui dans le jeune âge relie le jeune blastozoïde

au parent. Leur taille est environ la moitié de celle de l'adulte.

Ces deux blastozoïdes n'ont pas encore atteint l'état adulte bien que leur sac branchial soit déjà volumineux, avec de nombreuses fentes et que l'intestin se montre avec les différentes parties qu'il aura à l'état adulte. Ils sont enfouis dans la tunique commune.

Comme ceux de la génération antérieure, ces ascidiozoïdes sont pourvus de glandes génitales, hermaphrodites, mais elles ne sont pas arrivées à maturité ; de chaque côté du sac branchial, entre la membrane péribranchiale et l'ectoderme, se trouvent deux ou trois œufs volumineux enfermés dans leur follicule, avec une vésicule germinative de grande taille, laquelle, chez certains, s'est déjà portée à la périphérie et présente les premières modifications qui précèdent la fécondation.

Chaque ovaire ne comprend absolument que ces deux ou trois œufs volumineux ; on n'y voit aucun ovule jeune. Chaque glande mâle, située au contact de la glande femelle, se montre divisée en un certain nombre de follicules, mais n'est encore constituée que par une masse de cellules qui n'ont pas terminé leur évolution en spermatozoïdes (Pl. VII, fig. 82).

3° Chacun des ascidiozoïdes de cette deuxième génération *en porte lui-même deux autres*, l'un à droite, l'autre à gauche de son sac branchial. Cette troisième génération est peu avancée dans son développement; chaque blastozoïde n'est guère encore qu'une vésicule endodermique soit simple, soit déjà divisée partiellement en trois, et qui est encore en communication avec la cavité générale du parent par le pédoncule de la membrane péribranchiale qui lui a donné naissance.

A droite et à gauche, sous l'ectoderme, la vésicule porte un petit amas cellulaire dans lequel on reconnaît de jeunes ovules très nettement différenciés, accompagnés de cellules petites et sphériques, non différenciées, qui constituent la glande mâle rudimentaire.

Conclusion : Trois générations successives d'ascidiozoïdes sont représentées dans le cormus au mois de juillet et, en général, au moment de la ponte des larves. Ces trois générations sont à des états divers de développement, toutes pourvues de glandes sexuelles hermaphrodites ; les ascidiozoïdes d'une même génération sont tous très sensiblement au même degré de développement. En d'autres termes, chaque ascidiozoïde adulte est accompagné des deux jeunes bourgeons qu'il a produits, et ceux-ci des quatre plus jeunes encore qu'ils ont engendrés à leur tour. C'est à un tel ensemble, *qui va continuer à bourgeonner d'une manière continue*, ainsi que je l'établis plus loin (p. 215 et 216), que j'applique la dénomination *d'ascidiodème*. Chacun des ascidiodèmes d'une colonie âgée, à la belle saison, est par conséquent identique (sauf en ce qui concerne les glandes génitales), à l'ascidiodème isolé de la fig. 62, Pl. VII.

Ce que deviennent ces différentes générations. — Pour déterminer ce que devient dans la suite chacune des trois générations qui composent chaque ascidiodème du cormus, il faut étudier les colonies immédiatement après la ponte et les suivre jusqu'à la belle saison suivante.

Première Génération. — Après que les larves ont été pondues et les follicules testiculaires vidés, aux approches de l'hiver (octobre et novembre à Saint-Vaast), *chacun des ascidiozoïdes de la première génération qui vient de produire ses larves a terminé son évolution* : l'ouverture branchiale et l'ouverture cloacale se contractent et la branchie s'affaisse ; ces ascidiozoïdes entrent en dégénérescence et s'enfoncent peu à peu dans la tunique commune qui les recouvre complètement ; les pédicules ectodermiques qui mettent chacun d'eux en communication avec ses deux blastozoïdes de la génération suivante continuent d'exister.

Deuxième Génération. — Ceux de la deuxième génération, situés d'abord sur les parois latérales du sac branchial des parents, ont continué à grandir en même temps qu'ils se rapprochaient peu à peu de la surface du cormus ; ils se sont

avancés peu à peu dans les interradius des plus anciens, leur partie postérieure dirigée du côté du centre du système. Leur taille finit par atteindre celle de l'adulte *et le système se montre dès lors nettement constitué par une double rangée d'ascidiozoïdes ayant même taille* ; les uns tout à fait centraux (première génération), les autres intercalés entre les premiers, n'arrivant pas jusqu'au centre et qui sont ceux de la deuxième génération.

C'est un système à ce stade que Giard (21) a représenté sur l'une de ses planches.

Mais un peu plus tard, les ascidiozoïdes de deuxième génération s'ouvrent à leur tour à l'extérieur et les plus anciens (première génération), c'est-à-dire ceux qui ont pondu quelques mois auparavant, commencent à s'enfoncer dans la tunique commune. Quand une génération atteint l'état adulte, la génération précédente entre en dégénérescence; on ne voit jamais deux générations successives arriver simultanément à l'état adulte.

La génération en dégénérescence pénétrant de plus en plus profondément dans le cormus, et la masse granuleuse que forme alors chaque ascidiozoïde diminuant progressivement de volume, elle est bientôt complètement recouverte par la génération qui suit et n'est plus du tout apparente à la surface du cormus; de sorte que le système qui naguère comprenait une double rangée d'ascidiozoïdes, — l'interne de première génération et l'externe de deuxième génération — ne comprend plus maintenant que cette dernière, mais avec un nombre double d'ascidiozoïdes adultes, puisque chaque blastozoïde de première génération en a produit deux autres.

Nous avons vu qu'à la belle saison, alors que les ascidiozoïdes les plus âgés renfermaient des larves, chacun de ceux de deuxième génération portait de chaque côté du sac branchial deux ou trois œufs qui, à eux seuls, constituaient chaque ovaire.

Ces œufs existent encore à ce stade et sont toujours accompagnés de gros follicules spermatiques.

Troisième Génération. — La troisième génération de l'ascidiodème, dont chaque ascidiozoïde, au moment de la ponte des larves, n'était encore qu'un simple diverticule endodermique, comprend maintenant des blastozoïdes beaucoup plus développés : le sac branchial, la cavité péribranchiale et l'intestin sont déjà notablement différenciés. Les glandes génitales se montrent constituées d'un grand nombre de jeunes ovules, dont quelques-uns plus volumineux que les autres, et d'une masse cellulaire qui représente les follicules testiculaires. La paroi péribranchiale externe de ces ascidiozoïdes porte un épaississement latéral qui commence à faire légèrement saillie à l'extérieur *et qui est le rudiment d'une nouvelle génération.*

— Tous ces changements se sont opérés dans la colonie de la fin de la saison de la ponte au commencement du printemps suivant, du moins pour les espèces de la baie de Saint-Vaast, car la saison de la ponte des ascidies est variable avec la latitude, d'après les observations de Herdmann et de V. Beneden.

De sorte qu'au commencement du printemps, des trois générations que renfermait le cormus au moment de la ponte à la belle saison précédente, la plus âgée, celle qui a pondu, est maintenant en dégénérescence ; elle est remplacée par la seconde génération qui a atteint l'état adulte à son tour. La troisième génération, de son côté, a continué de se développer et porte à son tour les rudiments d'une quatrième génération.

Trois générations vivantes et successives sont donc représentées simultanément dans la colonie âgée depuis l'été jusqu'au printemps, de même qu'en général nous en avons trouvé trois chez les très jeunes colonies en voie de formation. Il n'y en a que deux vivantes si on examine la colonie avant que la quatrième génération de tout à l'heure ait fait son apparition : mais en revanche, le cormus renferme encore à ce moment des restes de la génération en dégénérescence, ce qui porte toujours à trois le nombre de générations successives représentées dans le cormus : D'une manière générale, on trouve trois générations vivantes,

accompagnées souvent de la génération précédente en dégénérescence.

A la belle saison suivante, en juin ou juillet, la nouvelle génération adulte, qui n'occupait que le second rang l'année précédente, pond à son tour. Il est exposé ailleurs (Ch. XIII) comment s'opère la fécondation des œufs. Ces ascidiozoïdes portent également de chaque côté du sac branchial cinq ou six gros follicules testiculaires, d'où s'échappent de nombreux spermatozoïdes mûrs.

La génération suivante, au stade précédent, c'est-à-dire dans le courant de l'hiver passé, était pourvue de chaque côté du sac branchial de nombreux ovules, gros et petits. Or, à ce moment, chaque ovaire ne comprend plus que deux ou trois gros œufs volumineux, au voisinage de la glande mâle qui est déjà divisée en plusieurs follicules. Tous les autres petits ovules qui accompagnaient primitivement les gros ont émigré dans la génération suivante, ainsi que cela est démontré au chapitre XIII.

Quant aux ascidiozoïdes en dégénérescence, c'est-à-dire ceux qui ont pondu l'année précédente, leur volume diminue progressivement et sont réduits maintenant à une petite masse granuleuse dans laquelle il n'est plus possible de distinguer aucun organe.

La colonie, à ce moment, se trouve donc encore constituée *du même nombre de générations qu'à la belle saison précédente*, seulement la plus ancienne a disparu et il s'en est formé une nouvelle. *L'ancien ascidiodème s'est dédoublé en deux autres*, et chacun de ces derniers comprend toujours un ascidiozoïde adulte, les deux bourgeons produits par celui-ci et les quatre plus jeunes que ces deux derniers ont engendrés à leur tour.

Ces phénomènes de blastogénèse et de ponte des larves se continuent avec la même régularité : la génération la plus ancienne, après la sortie des larves, a terminé son évolution et disparaît progressivement; sa place est prise par la génération suivante, tandis que les bourgeons que

porte celle-ci forment de leur côté une nouvelle génération.

Si donc nous laissons de côté ce qui concerne spécialement les glandes génitales, à l'histoire desquelles je consacre un chapitre particulier (Ch. XII), trois faits principaux découlent de l'étude des cormus âgés aux différentes époques de l'année :

1° Chez les colonies âgées, comme chez les jeunes, l'étude des coupes montre que tout jeune blastozoïde, dès que sa cavité péribranchiale s'est séparée de la vésicule centrale, porte à droite et à gauche un épaississement de la membrane péribranchiale externe qui est le rudiment d'un nouveau blastozoïde.

Par suite, le *bourgeonnement bilatéral est le bourgeonnement normal des ascidiozoïdes à n'importe quelle époque de la vie du cormus.*

2° Chaque blastozoïde adulte a terminé son évolution après la ponte des larves; il entre en dégénérescence et les deux qu'il a produits arrivent à leur tour à l'état adulte ; ceux-ci constituent avec les autres de la même génération un nouveau système qui se substitue à l'ancien et qui compte un nombre double d'individus, s'il n'y a pas eu d'atrophie accidentelle de bourgeons, et s'il n'y en a pas qui ont émigré dans le voisinage pour constituer un système adjacent (voir p. 196).

Les ascidiozoïdes de ce nouveau système pondent à leur tour à la belle saison suivante.

3° Généralement *trois générations successives* sont représentées dans le cormus à n'importe quelle saison de l'année : la première, la plus âgée, constituée par les ascidiozoïdes adultes ; la deuxième constituée par des ascidiozoïdes plus jeunes, produits deux à deux par chacun de ceux de la génération précédente et encore complètement recouverts par la tunique commune; la troisième, dont chaque individu est encore réduit à un diverticule de la membrane péribranchiale du parent, et qui est plus ou moins développée selon l'époque à laquelle on l'examine.

Ces trois générations vivantes peuvent être accompagnées

plus ou moins longtemps de la génération précédente en dégénérescence, qui disparaît progressivement.

4° De ce qui précède, *il résulte que la blastogénèse est continue chez les colonies âgées*, comme elle l'est chez les colonies en formation : à mesure qu'un ascidiozoïde meurt, il est remplacé dans la colonie par les deux qu'il a produits et qui atteignent à ce moment l'état adulte, en même temps que tous ceux de la dernière génération de chaque ascidiodème, c'est-à-dire les plus jeunes, en produisent à leur tour chacun deux autres qui vont se développer progressivement et bourgeonner à leur tour.

Quant à la multiplication des systèmes, elle s'effectue chez les colonies âgées par le procédé déjà décrit à la page 195 (1er *cas*).

Ces résultats m'ont été fournis par les *Bot. Schlosseri* (Sav.), *Bot. Smaragdus* (M. Edw.) et *Bot. violaceus* (M. Edw.) que j'ai spécialement étudiés à différentes époques de l'année.

Della Valle (11) pense qu'une fois que la première cénobie à quatre individus est constituée, deux cas se présentent : ou bien *les individus meurent après avoir bourgeonné*, ou bien *ils continuent de vivre et prospèrent avec les jeunes*, à moins qu'il y en ait qui émigrent pour devenir le centre de nouvelles cénobies limitrophes. Toutes les observations que je viens de rapporter *sur la succession des diverses générations et la présence de trois générations successives* dans le même cormus ne peuvent me faire accepter les vues de D. Valle. Le blastozoïde est encore très jeune quand il commence à bourgeonner (stade I); la blastogénèse s'annonce chez lui quand les fentes branchiales ne sont même pas indiquées (stades II et III); puis il continue de grandir, atteint le terme adulte et se substitue au parent quand celui-ci a terminé son évolution. La mort de l'ascidiozoïde est par conséquent loin d'arriver après qu'il a engendré ses deux bourgeons, puisqu'il vit encore alors que ces deux derniers ont bourgeonné à leur tour.

C'est donc *toujours et non parfois* que les nouveaux bour-

geons s'ajoutent aux anciens pour augmenter la population de la colonie. Mais ce qu'il y a d'essentiel à noter, c'est que tous les ascidiozoïdes existant à un moment donné appartiennent à *trois générations différentes*, qui arrivent à l'état adulte l'*une après l'autre* et jamais simultanément, ainsi que j'en donne les preuves plus loin (p. 223). C'est cependant ce que semble croire Della Valle quand il dit que les individus qui ont bourgeonné, s'ils ne meurent pas, continuent de prospérer avec les jeunes.

Nous possédons aussi quelques observations très succinctes de Krohn (30) sur la blastogénèse chez les colonies âgées; mais elles sont loin d'être aussi complètes que celles qu'il a faites sur les processus de la fondation des jeunes colonies. Elles peuvent se résumer ainsi : Chaque blastozoïde adulte porte des bourgeons latéraux, ordinairement un seul, quelquefois deux. Ces bourgeons sont hermaphrodites. Une vieille génération est remplacée par une nouvelle. — L'étude des diverses générations qui existent simultanément dans l'ascidiodème, leur succession dans la colonie, l'évolution de leurs glandes génitales sont, comme on le voit, autant de questions que Krohn avait laissées pendantes.

Modifications accidentelles de la blastogénèse. — Les phénomènes normaux de la blastogénèse tels que je viens de les exposer peuvent subir certaines modifications qui ne sont d'ailleurs que tout à fait accidentelles.

Les coupes des jeunes ascidiozoïdes montrent toujours les deux épaississements de la membrane péribranchiale qui doivent constituer une génération nouvelle. Mais très souvent, quand les blastozoïdes sont plus âgés, ils ne présentent plus qu'un seul bourgeon à droite ou à gauche. Je ne parle pas ici des cas où le jeune bourgeon a émigré à la périphérie pour jeter les bases d'un nouveau système, bourgeon qu'il est toujours possible de retrouver en suivant le pédicule ectodermique qui le relie au parent : la blastogénèse n'en reste pas moins bilatérale, quelle que soit la position que prennent les nouveaux ascidiozoïdes.

Mais il y a beaucoup de cas (fig. 64, Pl. VIII) où le bourgeonnement, chez des ascidiozoïdes âgés, se montre seulement unilatéral après s'être montré nettement bilatéral à l'origine. Or, si l'on étudie de tels ascidiozoïdes au moyen des coupes, on leur trouve toujours, du côté qui est dépourvu de bourgeon, soit une petite vésicule plus ou moins aplatie constituée par la membrane péribranchiale, soit un simple épaississement de cette dernière membrane : c'est le jeune blastozoïde de ce côté qui est resté rudimentaire. Il se montre généralement pressé contre le support du cormus, ou contre une petite aspérité de l'algue sur laquelle est fixé le cormus; d'autres fois, il est étroitement serré entre deux blastozoïdes plus âgés, qui ne lui ont pas laissé la place nécessaire pour qu'il se développe librement : cette atrophie du bourgeon paraît donc tout à fait accidentelle.

Je n'ai jamais trouvé d'ascidiozoïdes dont les deux bourgeons aient avorté simultanément ; l'atrophie ne portait jamais que sur un seul bourgeon, soit sur celui de droite, soit sur celui de gauche.

Les causes accidentelles dont je viens de parler ne sont toutefois pas les seules qui déterminent l'atrophie des bourgeons. J'en ai observé quelques-uns qui avaient été arrrêtés dans leur développement et qui cependant n'étaient gênés ni par un corps étranger, ni pressés par d'autres blastozoïdes : on ne peut attribuer leur atrophie qu'à une insuffisance de matériaux nutritifs qui n'a pas permis à l'ascidiozoïde progéniteur de nourrir deux bourgeons à la fois.

Il est bien certain, en effet, que la plus ou moins grande quantité de matériaux nutritifs influe considérablement sur la blastogénèse. La jeune colonie représentée sur la fig. 65 (Pl. VIII) en fournit une preuve frappante. Chacun des quatre ascidiozoïdes adultes B^4 que porte cette colonie a produit lui-même deux blastozoïdes latéraux B^5 ; mais ces derniers sont inégalement développés; tous ceux de gauche ont un sac branchial déjà très développé avec les premières fentes, l'endostyle est très accusé et l'intestin présente le renflement

stomacal; ceux de droite, au contraire, sont beaucoup plus réduits et n'ont pas dépassé le stade où la vésicule primitive se divise en trois. Or, il est à remarquer que tous les bourgeons de gauche, c'est-à-dire ceux qui sont le plus développés, sont précisément situés sur le trajet des grands tubes vasculaires transversaux qui emmènent les produits provenant de la dégénérescence de la génération précédemment disparue (voir Ch. VIII, § *Dégénérescence des ascidiozoïdes*); ces produits leur arrivent plus directement et en plus grande quantité qu'aux jeunes blastozoïdes de droite, et c'est ce qui explique la grande avance qu'ils ont prise sur ces derniers. Mais en général, comme nous l'avons déjà vu, tous les blastozoïdes d'une même génération sont sensiblement au même état de développement.

A côté de ces cas d'atrophie, il faut signaler les cas où, au contraire, la blastogénèse se montre beaucoup plus active qu'elle l'est normalement. J'ai observé, une seule fois, il est vrai, un jeune cormus de *B. violaceus* dont chaque bourgeon de deuxième génération portait deux jeunes blastozoïdes à droite et un seul à gauche. Les deux de droite ne présentaient pas de différences sensibles dans leur développement; les deux pédicules ectodermiques se détachaient du parent très près l'un de l'autre; c'était évidemment le même épaississement péribranchial primitif qui, en se dédoublant, les avait produits tous les deux en formant deux diverticules voisins.

Les Botryllidés de la baie de Naples auraient fourni à Della Valle un assez grand nombre de cas où deux bourgeons prennent naissance d'un même côté du parent. Les nombreux cormus que j'ai étudiés ne m'ont jamais présenté que le seul cas que je viens de citer et je n'hésite pas à le regarder comme tout à fait anormal, et ne troublant en rien les lois générales de la blastogénèse telles qu'elles sont révélées par l'embryogénie.

Blastogénèse chez les colonies âgées des Botrylloïdes. — J'ai fait sur les Botrylloïdes la même série d'observations que sur les Botrylles; j'ai examiné des colonies de *B. rubrum*,

de *B. rotifera* et de *B. prostratum* recueillies à différentes époques de l'année et je suis arrivé aux mêmes résultats qu'en ce qui concerne les Botrylles. Je ne ferai donc qu'énoncer mes conclusions :

La blastogénèse est normalement bilatérale chez les ascidiozoïdes des colonies âgées comme elle l'est chez les jeunes colonies; — deux ou trois générations successives, généralement trois, existent simultanément dans le cormus; — le blastozoïde adulte a terminé son évolution après la ponte et est remplacé dans le système par les deux qu'il a produits, tandis que les ascidiozoïdes les plus jeunes de la colonie bourgeonnent à leur tour : à mesure qu'une génération disparaît, il s'en forme une nouvelle qui comprend normalement un nombre double d'ascidiozoïdes; l'évolution des glandes génitales est absolument identique à celle des Botrylles.

Les phénomènes généraux de la blastogénèse chez les colonies adultes des Botrylloïdes ont été décrits avec la plus parfaite exactitude par Jourdain, dans sa note à l'Institut de 1886. Bien qu'il n'ait pas parlé des relations vasculaires des diverses générations ni du rôle des ascidiozoïdes en dégénérescence, M. Jourdain a fort bien reconnu les diverses générations qui existent simultanément dans le cormus et montré que la blastogénèse est continue : « Les quatre blastozoïdes fondateurs, suivant l'opinion courante, de la colonie définitive, dit-il, bourgeonnent à leur tour et donnent naissance chacun, chez les *Botrylloïdes rubrum*, à deux autres individus, alternes avec eux, plus distants de la ligne cloacale et situés plus profondément dans la masse tunicière. Ces blastozoïdes, à mesure qu'ils grandissent, se pigmentent, se rapprochent de la surface et de la ligne cloacale et finissent par se mettre en rapport avec l'extérieur, tandis que les individus dont ils procèdent s'atrophient et se transforment en une masse granuleuse dont les éléments sont peu à peu résorbés. Cette blastogénèse est normale, car à toutes les époques, en dehors et en dessous de la rangée d'indi-

vidus en activité fonctionnelle, on rencontre une autre rangée de blastozoïdes moins avancés dans leur développement, nés par paires des premiers et se préparant à entrer en ligne. *Très souvent chacun de ces derniers possède un double bourgeon*, ce qui porte alors à trois le nombre des générations existant dans le cormus. » Un seul point n'a pu être établi par M. Jourdain par un simple examen par transparence : *c'est le début du bourgeonnement* des plus jeunes blastozoïdes de chaque ascidiodème ; ce bourgeonnement est très précoce, comme je l'ai établi (Ch. V), et la présence de *trois générations successives est beaucoup plus générale* que ne l'a cru ce savant naturaliste. Je dois ajouter que pour ce qui concerne l'évolution des glandes génitales de chacune des trois générations de l'ascidiodème, mes observations diffèrent totalement, au contraire, de celles de M. Jourdain. Je renvoie, pour cette question, au chapitre XIV qui lui est spécialement consacré.

Deux générations successives n'acquièrent pas l'état adulte simultanément. — La blastogénèse étant continue chez les Botrylles et les Botrylloïdes, il y a lieu de se demander si deux générations successives ne peuvent pas acquérir l'état adulte simultanément et coexister dans ces conditions plus ou moins longtemps.

La deuxième génération qui existe dans le cormus se développant peu à peu, comme l'on sait, tandis que la première, la plus ancienne, est en activité fonctionnelle, il arrive un moment où la taille des ascidiozoïdes des deux générations ne diffère plus guère. A ce moment, ceux de deuxième génération se montrent très nettement intercalés entre les anciens, leur extrémité postérieure s'avançant vers le centre du système.

Ces ascidiozoïdes nouveaux venus sont-ils destinés simplement à remplacer ceux de la génération précédente, quand ces derniers auront terminé leur évolution, ou bien vont-ils entrer en activité fonctionnelle en même temps que les anciens et s'ajouter à eux pour constituer un système

dont le nombre d'ascidiozoïdes adultes se trouverait ainsi triplé?

Si l'on observe pendant quelque temps des colonies constituées comme celles dont nous venons de parler, c'est-à-dire dont les ascidiozoïdes de deuxième génération présentent sensiblement la même taille que ceux de la première génération en activité fonctionnelle, on observe que lorsque la deuxième génération ouvre à l'extérieur ses siphons buccaux et cloacaux, ceux de la génération précédente ne fonctionnent plus et se montrent contractés. C'est sur les coupes surtout qu'on observe bien ces différences entre les deux générations : les siphons de la deuxième génération largement ouverts à l'extérieur, ceux de la première complètement contractés et envahis déjà à leur surface par la substance de la tunique commune.

Une autre preuve de la mort de la génération la plus âgée quand la suivante atteint l'état adulte nous est fournie par la disposition des pédicules ectodermiques qui relient chaque ascidiozoïde aux deux bourgeons qu'il a engendrés.

Si les deux bourgeons produits par un blastozoïde atteignaient l'état adulte en même temps que ce dernier et continuaient à vivre de concert, *on devrait trouver deux pédicules ectodermiques reliant le parent à chacun de ses blastozoïdes adultes*. (Ces observations ne peuvent être faites avec exactitude qu'au moyen de coupes, l'étude par transparence ne permettant pas toujours de se rendre bien compte de la disposition des tubes vasculaires, surtout chez les colonies âgées où ils forment des réseaux parfois très complexes; voir Ch. VIII.) Or quel que soit l'âge d'une colonie et quelle que soit l'époque à laquelle elle a été recueillie, on trouve toujours que chaque ascidiozoïde adulte est en relation par ses deux pédicules ectodermiques avec deux autres, ou un autre s'il y a eu atrophie, *qui sont toujours beaucoup plus jeunes et enfouis plus ou moins profondément dans le cormus*. Jamais on ne trouve *un ascidiozoïde adulte réuni directement par un pédicule ectodermique avec un autre adulte*.

C'est, comme on le voit, la conclusion à laquelle je suis déjà arrivé en suivant pas à pas l'évolution des générations successives qui fondent la jeune colonie, puis qui la perpétuent (voir ch. V).

Dans cette étude, on se rappelle, en effet, que l'observation directe m'a montré (pag. 209 et 217) *qu'à n'importe quel moment de la vie du cormus*, on trouve toujours que chaque ascidiodème renferme deux et plus généralement trois générations successives engendrées l'une par l'autre, *toutes les trois sont toujours inégalement développées*, l'une arrivant à l'état adulte quand la précédente a terminé son évolution et entre en dégénérescence.

De sorte qu'en résumé l'observation des colonies vivantes au moment où une génération est sur le point de s'ouvrir à l'extérieur, et l'étude de l'évolution de toutes les générations qui se succèdent pour fonder une nouvelle colonie et la perpétuer, s'accordent à montrer *que les deux bourgeons produits par un ascidiozoïde n'atteignent jamais l'état adulte en même temps que ce dernier*. La disposition des tubes vasculaires et en particulier des pédicules ectodermiques confirme cette conclusion.

CHAPITRE VII

LOIS GÉNÉRALES DE LA BLASTOGÉNÈSE

Nous avons vu qu'il n'avait été possible de saisir les véritables lois de la blastogénèse qu'à la condition de ne s'adresser qu'à de très jeunes blastozoïdes, parce que chez eux il ne s'est pas encore produit de phénomènes accidentels qui viennent masquer ces lois; ces accidents consistent principalement dans l'atrophie de bourgeons; et si, dans la plupart des cas, l'examen des coupes permet de retrouver les traces du bourgeon atrophié, l'examen par transparence est presque toujours impuissant à déceler ses traces *et la*

blastogénèse paraît avoir été unilatérale. L'étude des coupes de jeunes ascidiozoïdes montre que chez tous, dès que la cavité péribranchiale s'est séparée de la vésicule centrale, *la membrane péribranchiale externe s'épaissit à droite et à gauche pour constituer les rudiments de deux autres bourgeons*; les phénomènes sont les mêmes chez les larves. *La blastogénèse est donc normalement bilatérale chez la larve; elle est également bilatérale chez tous les ascidiozoïdes qui en dérivent*, aussi bien chez les colonies adultes que chez les jeunes qui ne comprennent encore qu'un ou deux adultes.

Sous ce rapport, il n'y a donc pas de différence fondamentale à établir entre les colonies âgées et celles qui ne sont qu'en voie de formation. Seulement dans les unes comme dans les autres, la blastogénèse normale peut subir des variations accidentelles : un jeune bourgeon peut s'atrophier si l'espace vient à lui manquer pour se développer librement ou si les matériaux nutritifs lui font défaut. Le bourgeon gauche de la larve s'atrophie toujours.

Les figures 62, 63, 64 et 65 (Pl. VII et VIII) montrent que les plus jeunes blastozoïdes sont ceux qui sont situés à la périphérie du système et les plus éloignés du cloaque, ainsi que M. Jourdain (39) l'a fait remarquer le premier; ils se rapprochent du centre à mesure qu'ils se développent, et, quand la génération la plus âgée entre en dégénérescence, elle s'enfonce peu à peu dans le cormus et laisse la place libre à la génération suivante qui s'assemble autour du cloaque commun qu'elle se forme. La marche des bourgeons est centripète, pour me servir de l'expression de M. Jourdain.

Au moment où les ascidiozoïdes de deuxième génération ont atteint une taille déjà considérable et qu'ils se rapprochent de la surface du cormus, intercalés entre les ascidiozoïdes adultes, chaque système paraît constitué par un double cercle d'ascidiozoïdes, ce qui a fait dire à M. Giard (21) que dans ce cas il y a « gemmiparité intercalaire. »

La disposition des jeunes ascidiozoïdes, placés dans les interradius des anciens, justifie parfaitement cette dénomi-

nation. Mais où je ne puis suivre l'éminent professeur de la Sorbonne, c'est quand il considère ce bourgeonnement intercalaire comme un phénomène tout à fait anormal, qu'il explique par les mauvaises conditions nutritives dans lesquelles se trouvent les ascidiozoïdes : quantité de matériaux nutritifs absorbés par la formation des œufs et des spermatozoïdes; compression du sac branchial par les œufs et, par suite, diminution de la quantité d'eau qui circule dans les systèmes; enfin, mauvais fonctionnement du cloaque dont les languettes sont rétractées par suite de la distension du manteau dans le sens transversal, telles sont les causes qui amènent cette insuffisance de nutrition dans le cormus. « Or, ajoute-t-il, la nutrition insuffisante du cormus détermine une puissance de gemmiparité plus considérable, et de nouveaux bourgeons viennent s'intercaler entre les anciens. »

Sans doute les ascidiozoïdes dont le sac branchial est fortement pressé par les œufs ou les larves, se trouvent dans de mauvaises conditions au point de vue de la nutrition, et même ils en souffrent tellement, qu'après la sortie des larves et des spermatozoïdes ils sont épuisés et ne tardent pas à mourir (Voir ch. XI, § 4). Mais il faut remarquer que la blastogénèse se manifeste de très bonne heure chez les ascidiozoïdes, quand la cavité péribranchiale ne fait encore que s'ébaucher, et par conséquent bien longtemps avant que les œufs soient volumineux au point de comprimer le sac branchial et d'apporter des troubles dans la circulation et la nutrition.

Chez les jeunes colonies aussi, les nouveaux blastozoïdes prennent naissance sur les flancs des anciens ; en d'autres termes, *la gemmiparité y est toujours intercalaire*, et cependant ces jeunes colonies ne se trouvent pas dans de mauvaises conditions nutritives que provoqueraient le développement des œufs et la compression qu'ils exerceraient sur le sac branchial, puisque les premières générations n'ont que des glandes génitales très rudimentaires et qui n'arrivent pas à maturité chez ces premières générations.

C'est évidemment pour s'être adressé à des cormus âgés pour trouver les lois de la blastogénèse, et non à de très jeunes blastozoïdes, que M. Giard a été amené à regarder comme accidentels les phénomènes normaux de la multiplication des ascidiozoïdes. Aussi, puisque la blastogénèse *est toujours intercalaire*, me paraît-il justifié de remplacer l'expression *gemmiparité intercalaire* par celle de *gemmiparité péribranchiale* qui a l'avantage de préciser le lieu d'origine des bourgeons.

Je ne pense pas non plus qu'une nutrition insuffisante du cormus détermine une puissance de gemmiparité plus considérable. En premier lieu, l'observation m'a montré que l'atrophie des blastozoïdes est plus fréquente chez les colonies en voie de formation que chez les colonies âgées : cela tient à ce que le développement de la tunique, qui s'effectue activement chez les jeunes colonies, absorbe une quantité considérable des matériaux nutritifs que renferment les quelques ascidiozoïdes adultes qui les composent. Ceux-ci, pour ainsi dire anémiés, deviennent incapables de pourvoir à la nutrition de tous leurs bourgeons.

Les atrophies sont moins fréquentes chez les cormus âgés : d'abord la formation de la tunique n'est pas aussi active que dans le jeune âge; mais surtout les individus en dégénérescence, dont les restes sont absorbés par les survivants (voir p. 253), constituent pour ceux-ci une abondante réserve de matériaux nutritifs qui ne font qu'accélérer le développement des jeunes blastozoïdes.

D'autre part, si les glandes génitales restent rudimentaires chez les jeunes colonies (p. 177, 182, 186 et 188), c'est non seulement parce que ces premiers blastozoïdes ont une existence trop courte, qui ne laisse pas aux organes génitaux le temps d'atteindre leur maturité. Mais c'est aussi à la disette d'éléments nutritifs qu'il faut attribuer le peu de développement de ces glandes.

Des trois générations successives qui en général existent simultanément dans chaque ascidiodème, il ne faut pas ou-

blier qu'il n'y en a jamais qu'une seule qui est adulte, qui puise au dehors sa nourriture et qu'elle seule est chargée de subvenir à la nutrition des deux autres générations ; que les éléments nutritifs n'arrivent pas ou arrivent en quantité insuffisante, et il y a atrophie d'un plus ou moins grand nombre des plus jeunes.

Pour M. Giard, la blastogénèse normale consiste dans la production de nouveaux bourgeons aux dépens des ampoules ectodermiques, si nombreuses à la périphérie du cormus, (fig. 64 et 65, Pl. VIII) d'où résultent de nouvelles cénobies qui s'ajoutent aux anciennes.

C'est ce qu'il a désigné sous le nom de *gemmiparité périphérique* par opposition à la *gemmiparité intercalaire* qui, pour lui, constitue des phénomènes tératologiques.

Or, la structure même de ces ampoules, qui ne sont que de simples diverticules de la paroi ectodermique du corps, s'oppose, à priori, à ce qu'on leur attribue un rôle direct dans la production des bourgeons. L'observation directe vient à l'appui de cette opinion; je n'ai jamais assisté à la transformation de ces ampoules en jeunes bourgeons et je ne serais pas revenu sur cette question que Metschnikoff (61) et plus tard Della Valle (11) ont définitivement résolue, si Herdmann (28), qui a étudié les Ascidies composées du *Challenger*, n'avait émis récemment à son tour l'opinion de la transformation des ampoules ectodermiques en bourgeons.

« Les systèmes des *Sarcobotrylloïdes* (genre créé par Drasche, dans lequel il a mis les Botrylloïdes à cormus épais) sont absolument semblables à ceux des Botrylloïdes, dit-il. Les ascidiozoïdes occupent la partie superficielle de la colonie, le reste étant formé par une masse solide de test, pénétré par des vaisseaux *qui peuvent avoir des dilatations dans lesquelles les bourgeons sont produits.* »

Et il décrit dans ces ampoules ectodermiques, outre les corpuscules sanguins, quelques grandes cellules qui de très bonne heure revêtent indiscutablement les caractères des

œufs et qui provoquent une dilatation assez considérable de l'ampoule ectodermique.

Le genre *Colella* lui a fourni des résultats semblables. Toutefois, le savant ascidiologue anglais s'est demandé laquelle des trois parties de l'ampoule, *ectoderme*, *corpuscules sanguins* ou *ovules*, représente le feuillet endodermique qui, dans tous les bourgeons normaux, forme le sac branchial; et il est arrivé à conclure que les cellules mésodermiques peuvent bien avoir conservé les caractères de l'endoderme dont elles tirent leur origine, et que ce sont elles qui s'organisent pour constituer l'archenteron du jeune bourgeon.

Tout ce que j'ai vu sur l'origine et le développement des jeunes blastozoïdes et l'étude minutieuse que j'ai faite des tubes vasculaires coloniaux (ch. VIII) me portent à croire qu'Herdmann a eu devant lui des colonies en mauvais état de conservation; ce qu'il a pris pour des ampoules ectodermiques à œufs était probablement de jeunes blastozoïdes avec tous leurs feuillets et leurs ovaires; mais pour peu que les cormus aient été mal fixés, la mise en coupes a réduit les différentes membranes internes en amas cellulaires, dans lesquelles il n'a plus été possible de distinguer les feuillets primitifs.

Toutefois une autre explication de l'erreur dans laquelle est tombé Herdmann me paraît plus vraisemblable, parce que les dessins qu'il a donnés de ces ampoules semblent la confirmer.

Au moment de l'émigration des jeunes ovules d'une génération dans la suivante (Voir ch. XII), ces jeunes ovules, entraînés par le courant sanguin, parcourent souvent les différentes parties du corps de l'ascidiozoïde qui les porte, avant de se rendre dans ceux de la génération suivante. Parfois même on en trouve *qui ont été emportés soit dans les vaisseaux périphériques, soit dans les tubes vasculaires qui parcourent le cormus*. Les colonies étudiées par Herdmann avaient peut-être été tuées au moment de migrations semblables, et ce qu'il a pris pour de jeunes bourgeons n'é-

tait sans doute que des dilatations de vaisseaux renfermant quelques ovules entraînés là par le courant sanguin.

Je ne m'explique que par l'une ou l'autre de ces hypothèses l'erreur dans laquelle est tombée Herdmann.

Les ampoules ectodermiques périphériques des Botryllidés, simples dilatations ectodermiques renfermant des globules sanguins, ne peuvent être homologuées aux stolons des Clavelines et des Pérophores ou au pédoncule des Polyclinidés. Comme nous l'avons vu (p. 102, *cavité périviscérale*), ces pédoncules possèdent, en dedans de leur paroi ectodermique, un tube endodermique (*tube épicardique*) dérivé de la vésicule branchiale primitive et aux dépens duquel se constituent la branchie et l'intestin de chaque nouveau bourgeon. Il ne peut donc pas être question chez les Botryllidés d'un bourgeonnement stolonial analogue à celui des Pérophores et des Clavelines. Nous avons vu d'ailleurs (p. 106) que le tube épicardique des Polyclinidés, des Pérophores et des Clavelines avait son homologue, chez les Botryllidés, dans *les deux diverticules primitifs et postérieurs de la vésicule endodermique primitive* (*Ep.*, pl. I et II); ces diverticules, repoussés en avant et latéralement par le tube digestif, coiffaient ce dernier et constituaient en définitive un prolongement de la cavité cloacale (p. 109).

Résumé des lois de la blastogénèse. — Les lois générales de la blastogénèse, telles qu'elles découlent de l'étude détaillée que j'ai faite, dans les deux chapitres précédents, de l'évolution des ascidiozoïdes chez les jeunes colonies en formation et chez celles qui sont âgées et comprennent plusieurs systèmes, peuvent se résumer ainsi :

1° La larve commence à bourgeonner de très bonne heure, alors qu'elle est encore dans l'organisme maternel et dès que sa cavité péribranchiale est constituée : la membrane péribranchiale externe s'épaissit à droite et à gauche, l'épaississement se renfle en une vésicule recouverte par l'ectoderme maternel et qui représente la cavité primitive d'un nouvel ascidiozoïde.

Le bourgeon de gauche s'atrophie de très bonne heure, gêné dans son développement par le tube digestif qui s'avance en avant et latéralement. Le bourgeon de droite seul se développe (Metschnikoff, Krohn et Della Valle).

2° *Chez les colonies âgées* comme *chez les jeunes* qui ne comprennent encore que deux ou trois ascidiozoïdes adultes, tout jeune ascidiozoïde, dès que sa cavité péribranchiale est formée, *porte à droite et à gauche les rudiments d'un autre blastozoïde* sous forme d'un épaississement de la membrane péribranchiale externe : *le bourgeonnement est normalement bilatéral chez tous les ascidiozoïdes.*

3° La blastogénèse *péribranchiale* est la seule qu'on observe chez les Botryllidés. De jeunes blastozoïdes peuvent s'atrophier accidentellement, soit par manque de matériaux nutritifs, soit qu'ils soient gênés dans leur développement par d'autres blastozoïdes ou par d'autres corps étrangers qui les pressent. Les atrophies sont surtout nombreuses chez les jeunes colonies en formation, à cause de la production active de la substance tunicière, qui absorbe une grande quantité d'éléments nutritifs, au détriment des jeunes bourgeons.

4° Généralement *trois générations successives* existent simultanément dans tout ascidiodème : la première, la plus âgée, comprend les ascidiozoïdes adultes ; la deuxième est constituée par des ascidiozoïdes plus jeunes, produits deux à deux par chacun de ceux de la génération précédente et encore complètement recouverts par la tunique commune. Ils en portent eux-mêmes chacun deux autres, un à droite et à un gauche du jeune sac branchial ; cette troisième génération comprend les ascidiozoïdes les plus jeunes, encore réduits à une petite vésicule endodermique plus ou moins développée selon l'époque de l'année. (La figure 62, pl. VII, représente un ascidiodème isolé.)

Parfois ces trois générations se montrent accompagnées des restes de la génération précédente en voie de disparition.

5° Quand le blastozoïde adulte d'un ascidiodème a terminé son évolution, il entre en dégénérescence et les deux

qu'il a produits acquièrent à leur tour l'état adulte et constituent, avec ceux de la même génération des ascidiodèmes voisins, un nouveau système qui se substitue à l'ancien; *le nouveau système compte deux fois plus d'ascidiozoïdes que l'ancien* s'il n'y a pas eu d'atrophies accidentelles de bourgeons, et s'il n'y en a pas *qui ont émigré dans le voisinage pour constituer un système adjacent à l'ancien.*

6° *La blastogénèse est continue* chez les Botrylloïdes (Jourdain) et chez les Botrylles, que les colonies soient âgées ou seulement en voie de formation. C'est toujours *la plus jeune génération de chaque ascidiodème qui en engendre une nouvelle.*

7° Les nouveaux ascidiozoïdes se placent toujours dans les interradius des anciens et sont d'autant plus éloignés du centre qu'ils sont plus jeunes; *ils gagnent peu à peu le centre du cormus* à mesure qu'ils se développent (fig. 62 à 65) ou bien *les nouveaux ascidiozoïdes s'éloignent du parent* pour jeter les bases d'un nouveau système. Chez les Botrylloïdes, fixés à peu près verticalement, les jeunes bourgeons sont situés profondément dans le cormus, de chaque côté de la base du sac branchial du parent et intercalés également les uns entre les autres.

8° Tous les ascidiozoïdes d'une même génération acquièrent l'état adulte sensiblement à la même époque.

CHAPITRE VIII

DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL VASCULAIRE COLONIAL.

Il existe chez les Botrylles et les Botrylloïdes un système vasculaire colonial dont la présence a été signalée par tous les auteurs qui se sont occupés de ces animaux (H. Milne Edwards, Krohn, Giard, Della Valle, etc.), mais dont on n'a jamais étudié ni le développement ni la disposition générale chez les colonies adultes. Krohn (49) n'en a présenté qu'un

aperçu très succinct : « La colonie présente, dit-il, un grand nombre de canaux qui sont anastomosés et qui communiquent avec les espaces sanguins de chacun de ces animaux, tandis que leurs ramifications de dernier ordre, sous forme de massues, s'observent le plus nettement à la périphérie des colonies. »

Della Valle (10) n'a fait que quelques observations très concises sur cet appareil. Il dit seulement que le jeune bourgeon est parfois porté par un pédicule allongé dont le feuillet interne se rompt, tandis que l'ectoderme persiste, s'allonge et constitue l'un des nombreux prolongements vasculaires de l'ectoderme, prolongements qui se ramifient dans le manteau commun.

Pour étudier le système vasculaire, il faut détacher avec précaution les cormus de leur support, car les vaisseaux s'étendent sur toute la face interne. Il y a naturellement avantage à s'adresser aux espèces dont les cormus sont peu épais et qui sont peu pigmentées. Dans tous les cas, on dépigmente par l'eau de Javel très étendue et dont on surveille très attentivement l'action, car elle agit brutalement, ou, ce qui réussit beaucoup mieux, par l'eau oxygénée qui décolore très bien et ne laisse pas une teinte jaunâtre comme l'eau de Javel.

On colore encore très faiblement par le carmin ou l'hématoxyline ; il est même possible d'obtenir des préparations où il n'y ait guère que les vaisseaux qui soient colorés, parce qu'étant situés presque superficiellement, ils sont des premiers à absorber la matière colorante; on les retire du bain quand ce premier résultat est atteint, on lave et on monte à la glycérine.

Si on examine par la face inférieure, après l'avoir ainsi préparé, un jeune cormus de *B. violaceus* ou de *B. Schlosseri* ne comptant encore que cinq ou six blastozoïdes, tel que celui que représente la figure 65, Pl. VIII, on y reconnaît :

1° Un canal principal *Vp* faisant le tour du cormus et qui porte un grand nombre d'ampoules remplies de sang, plus

ou moins globuleuses et plus ou moins pédiculées selon les espèces;

2° D'autres canaux — ils sont au nombre de deux, *Vi* et *Ve* — partent de chaque ascidiozoïde adulte et vont se déverser dans le vaisseau périphérique.

3° Enfin, on trouve une autre catégorie de vaisseaux qui partent du canal périphérique, s'étendent sous tout le cormus avec un trajet plus ou moins sinueux, s'anastomosent quelquefois avec d'autres qu'ils ont trouvés sur leur passage, et vont se jeter de nouveau dans le conduit périphérique, en un point souvent diamétralement opposé à celui d'où ils sont partis.

Il résulte de cette disposition *que tous les blastozoïdes d'un même cormus sont en relation les uns avec les autres, plus ou moins directement, par l'intermédiaire du vaisseau périphérique.* Je préciserai ces relations dans la suite.

Je ferai remarquer pour le moment que pour pouvoir observer nettement les trois catégories de vaisseaux que je viens de citer, il ne faut s'adresser qu'à de jeunes cormus, n'ayant encore qu'un petit nombre de blastozoïdes. Chez les cormus âgés, ces vaisseaux sont devenus si nombreux et forment un réseau si complexe, qu'il est impossible d'y soupçonner l'existence de la loi générale — car il y en a une — qui a présidé à leur formation. C'est vraisemblablement cette complication et la présence d'un pigment généralement abondant qui a empêché les ascidiologues de s'occuper de ce système vasculaire plus qu'ils ne l'ont fait.

J'en ai étudié le développement à partir de la larve fixée; j'ai suivi sa complication au fur et à mesure que de nouveaux blastozoïdes viennent accroître la colonie; j'ai vu comment se forment les tubes vasculaires des nouveaux arrivants et ce que deviennent les tubes de ceux qui disparaissent de la colonie. Le processus présente la plus grande conformité et j'ai pu déduire la loi générale d'après laquelle s'opère le développement de cet appareil vasculaire si complexe chez les cormus âgés.

Les colonies ayant en général, comme nous l'avons vu, leur point de départ dans une larve qui a bourgeonné, c'est le système vasculaire de l'oozoïde qu'il faut prendre comme point de départ pour l'étude du développement de l'appareil vasculaire de la future colonie.

Toutes les larves des différentes espèces de Botrylles et de Botrylloïdes que j'ai étudiées possédaient huit renflements ectodermiques : c'est le nombre qu'a également trouvé Della Valle chez les Botryllidés du golfe de Naples, c'est celui qu'a observé Lahille de son côté : le nombre huit est constant.

Metschnikoff prétend avoir observé deux sortes de larves chez les Botrylles, les unes avec huit prolongements ectodermiques antérieurs et *une queue parcourue par une cavité*, au lieu d'être constituée par *un cordon cellulaire*; d'autres n'ayant que cinq prolongements ectodermiques et une queue constituée par un cordon cellulaire. Ces deux sortes de larves n'ont jamais été observées depuis : ni Giard, ni Della Valle, ni Herdmann, ni Lahille n'ont observé un tel polymorphisme; il y a là vraisemblablement une erreur d'observation de Metschnikoff. Ce qui me porte encore à le croire, c'est qu'il *dit aussi à tort* que la queue des larves à huit prolongements est parcourue par une cavité et non par un cordon.

Ce sont ces huit ampoules ectodermiques, que Sars considérait comme des bourgeons et dont Metschnikoff le premier a montré la véritable nature, qui, chez l'oozoïde fixé, constituent l'ébauche du système vasculaire de la colonie.

Lahille (58) a représenté (p. 314 de son mémoire) une figure d'ensemble de ces huit ampoules sur une larve entière de *Polycyclus Renieri*. Je représente à la fin du ch. XI une coupe longitudinale d'une larve de *B. violaceus*, passant par le lobe céphalique et deux des ampoules, afin de montrer l'origine ectodermique de ces dernières.

Ces ampoules, en général assez longuement pédonculées, persistent, en effet, après la mort de l'oozoïde et se remplis-

sent des éléments provenant de sa dégénérescence. Une autre partie de ces éléments passe dans les cavités sanguines du premier blastozoïde par le pédicule ectodermique qui met tout bourgeon en communication avec le parent. En outre, chez ce premier blastozoïde, il se développe deux diverticules ectodermiques qui partent de sa face ventrale, se remplissent de corpuscules sanguins et se renflent également en ampoules. Il résulte de cette disposition que les ampoules primitives de la larve se trouvent ainsi, dès l'origine, en communication avec les cavités sanguines du premier blastozoïde et les diverticules ectodermiques de ce dernier. Toutes ces ampoules, celles de la larve et celles du blastozoïde, se montrent toujours vers la périphérie de la tunique, et deviennent de plus en plus longuement pédonculées à mesure qu'elles forment de nouvelle substance tunicière autour d'elles.

Après la mort du premier blastozoïde, son pédoncule ectodermique qui le reliait primitivement à l'ozoïde progéniteur, persiste de même que ses deux diverticules ectodermiques.

Ces trois tubes, qui avaient chacun leur ouverture spéciale dans la cavité sous-ectodermique du blastozoïde vivant, présentent leurs ouvertures abouchées l'une à l'autre quand ce blastozoïde a complètement disparu du cormus et constituent ainsi un premier vaisseau colonial, dans lequel continuent à s'ouvrir les ampoules de la larve. Étendu à la face inférieure de la jeune colonie, ce premier tube continue de s'accroître en même temps que le cormus, prend de nouvelles ampoules, finit par fusionner ses extrémités et forme l'ébauche du vaisseau périphérique que l'on observe à la face inférieure des colonies un peu plus âgées, telles que celles des figures 64 et 65, Pl. VIII.

Système vasculaire de chaque bourgeon chez les jeunes colonies. — En même temps que chaque blastozoïde se développe, il prend des tubes vasculaires qui ne restent pas indépendants, mais vont se mettre en relation avec le système vasculaire déjà existant.

Si l'on se reporte à la figure 40, Pl. III, on voit au niveau de l'endostyle et dans la région antérieure et ventrale du jeune bourgeon, un léger diverticule de l'ectoderme qui se termine après un court trajet en un cul-de-sac, au fond duquel viennent buter de nombreux globules sanguins (*ve*, fig. 28, 40 et 48).

Ce tube a son point de départ dans le sinus ventral que limitent l'endostyle, les deux culs-de-sac des sacs péribranchiaux et l'ectoderme. Je l'appellerai *tube vasculaire sous-endostylaire*. Il s'annonce déjà chez les blastozoïdes extrêmement jeunes, alors que la vésicule primitive commence seulement à présenter les diverticules des sacs péribranchiaux (1er stade, Pl. I). D'abord terminé en tube aveugle, il s'allonge peu à peu vers la périphérie du cormus, repoussé par les nombreux globules sanguins qui viennent buter dans le cul-de-sac, et finalement il débouche dans le conduit périphérique du jeune cormus (*ve*, fig. 63, 64 et 65).

Il est à remarquer que cette communication du nouveau blastozoïde avec le système vasculaire préexistant s'établit de très bonne heure : elle existe alors que le jeune blastozoïde est encore privé de ses premières fentes branchiales et que celles-ci ne sont encore représentées que par de simples épaississements.

Ce tube vasculaire n'est pas le seul que prend le nouveau blastozoïde. Quand il est parvenu à l'état adulte, on lui en trouve un second, formé comme le premier par un diverticule de l'ectoderme et qui va s'ouvrir également dans le canal périphérique. Il se détache aussi de la face ventrale du blastozoïde, au niveau de la courbure antérieure de l'intestin et peut dès lors être qualifié *de tube vasculaire sous-intestinal*, pour le distinguer du premier, qui prend naissance au niveau de l'endostyle.

La formation complète de ce second tube est en général tardive. J'ai observé des blastozoïdes de *B. Schlosseri* ayant presque la taille de l'adulte, mais dont l'ouverture branchiale et l'ouverture cloacale étaient encore recouvertes

d'une épaisse couche de l'enveloppe commune, et chez lesquels le vaisseau *sous-intestinal* était un tube court terminé encore en cul-de-sac.

Son développement ne paraît s'achever que lors des premiers battements du cœur et sous l'influence des poussées sanguines. Cette hypothèse m'est suggérée par l'observation suivante :

Le point de départ du tube sous-endostylaire se trouvant à la partie antérieure du bourgeon, sous l'endostyle, son débouché est voisin de l'extrémité antérieure du cœur.

Le tube sous-intestinal débouche de son côté non loin de l'extrémité postérieure du cœur. Et si nous admettons, avec tous les ascidiologues, que les contractions du cœur changent de sens, il en résulte que *le sang est chassé dans le tube sous-endostylaire* quand les contractions vont d'arrière en avant, et qu'au contraire *le sang se répand dans le tube sous-intestinal* si les contractions se font d'avant en arrière : dans les deux cas, le sang de l'ascidiozoïde est poussé dans le tube périphérique.

Le débouché des tubes n'occupe pas, comme on le voit, une position quelconque, leur rôle apparaît avec la plus grande netteté et quoi de plus naturel dès lors que de supposer que c'est sous l'influence de la pression de l'afflux sanguin, et dans les endroits où cette pression est précisément au maximum, que l'ectoderme se creuse en cul-de-sac pour constituer les tubes vasculaires?

Si le premier tube vasculaire apparaît de bonne heure sous le futur endostyle, c'est évidemment parce que c'est là que s'accumulent principalement les corpuscules sanguins venus du parent par le pédicule ectodermique, et que c'est là que sera plus tard la grande lacune ventrale de l'ascidiozoïde.

En résumé, chaque blastozoïde qui s'est ajouté à la jeune colonie primitive présente deux tubes vasculaires qui mettent ses lacunes sanguines en relation avec le vaisseau périphérique et par suite avec les lacunes sanguines de tous les autres ascidiozoïdes de la colonie.

D'autre part, si nous nous rappelons (je l'ai déjà montré ailleurs), que le pédicule ectodermique qui relie l'ectoderme du blastozoïde à celui du parent constitue un canal persistant par lequel celui-ci envoie les éléments nutritifs au jeune bourgeon, nous arrivons à établir que, chez les jeunes colonies, chaque nouveau blastozoïde est en relation avec le parent par trois tubes vasculaires distincts : le pédicule ectodermique, le tube sous-intestinal et le tube sous-endostylaire, le premier seul établissant une *communication directe* entre les deux ascidiozoïdes.

Della Valle (10) a montré que les courants sanguins les plus importants sont au nombre de trois : le premier, le long de l'endostyle, le deuxième le long de la face neurale et le troisième dans l'espace circulaire sous le cercle vibratile. Il a donné également une description très exacte des différentes autres lacunes du corps de l'adulte.

Outre les trois lacunes principales, il a montré que l'espace compris entre l'ectoderme et le feuillet externe péribranchial et périviscéral n'est autre chose qu'une vaste lacune (lacune sous-ectodermique), ainsi que l'espace compris entre la paroi du tube digestif et la membrane périviscérale interne (lacune sous-intestinale).

Il a vu ces deux lacunes communiquer ensemble par de petits vaisseaux anastomotiques dont nous avons étudié le développement (p. 103) et qui permettent aux corpuscules sanguins de passer directement de la lacune sous-intestinale dans la cavité sous-ectodermique.

Enfin il a remarqué également chez l'adulte, sous l'intestin, une nouvelle série des lacunes constituées là où la membrane périviscérale n'arrive pas jusqu'à l'intestin.

Toutes ces diverses séries de lacunes sont exactement celles que l'on observe déjà chez les bourgeons au Ve stade et que l'on retrouve encore développées davantage chez l'adulte.

Par suite de la disposition des trois catégories de vaisseaux que je viens de décrire (*pédicules ectodermiques, vaisseaux sous-endostylaires et vaisseaux sous-intestinaux*) il

résulte que toutes ces différentes lacunes sanguines des ascidiozoïdes d'une jeune colonie communiquent entre elles; c'est la *vie coloniale* réalisée dans toute l'acception du mot.

La figure 64 (Pl. VIII) représente une jeune colonie renfermant trois blastozoïdes adultes B^4 de quatrième génération et deux blastozoïdes de la génération précédente B^3 qui sont en dégénérescence.

En outre, les blastozoïdes adultes B^4 en portent à leur tour de très jeunes B^5 qui constituent une cinquième génération et chez lesquels les diverticules péribranchiaux sont en voie de formation. Chacun de ceux-ci présente son pédicule ectodermique *pd* qui le relie au blastozoïde progéniteur et son tube sous-endostylaire *ve* qui se jette directement dans le vaisseau périphérique *Vp*, qui passe d'ailleurs très près des jeunes blastozoïdes. Celui qui est à droite sur la figure se trouve même placé au contact du vaisseau périphérique et ne possède par suite qu'un très court conduit sous-endostylaire. Le tube vasculaire sous-intestinal n'a pas encore fait son apparition chez cette cinquième génération.

Chacun des trois blastozoïdes adultes de cette colonie possède : 1° son tube vasculaire sous-endostylaire *Ve* qui part du grand sinus ventral, à peu près vers la région moyenne de l'endostyle; 2° son tube vasculaire sous-intestinal *Vi*, qui se détache de l'ectoderme dans la région de l'anse intestinale et se déverse plus ou moins directement dans le vaisseau périphérique. Celui du blastozoïde qui est situé à la droite de la figure, présente une anastomose avec un tube vasculaire *Ve''* qui vient d'un blastozoïde B'^3 en dégénérescence, et au lieu de déboucher directement dans le vaisseau périphérique, il s'ouvre dans le vaisseau sous-endostylaire *Ve* dont le calibre devient par suite plus considérable.

Le tube sous-intestinal de gauche *Vi* présente également une communication avec un autre *Ve'* qui vient d'une masse en dégénérescence B^3, et s'anastomose avec un autre

grand vaisseau qui s'étend sous toute la colonie et dont nous expliquerons l'origine plus loin.

La figure 65, Pl. VIII représente une jeune colonie comprenant quatre blastozoïdes adultes B^4 ; ceux-ci et les jeunes générations qu'ils portent présentent les mêmes particularités, au point de vue de leur système vasculaire, que la colonie précédente.

Chaque blastozoïde adulte B^4 (*quatrième génération depuis la fondation de la colonie*) porte deux vaisseaux ; l'un *Vi* (*vaisseau sous-intestinal*) prend naissance au niveau de l'anse intestinale antérieure ; l'autre *Ve* se détache du grand sinus sous-endostylaire dans le tiers antérieur de l'ascidiozoïde (*vaisseau sous-endostylaire*).

Tous les deux se déversent dans le grand vaisseau périphérique *Vp soit directement*, *soit après s'être anastomosés* avec d'autres grands vaisseaux plus anciens qu'ils ont rencontrés sur leur passage. C'est ainsi que le *vaisseau sous-intestinal Vi* de trois ascidiozoïdes de cette colonie 65 débouche d'abord dans un grand tube transversal appartenant à des ascidiozoïdes en dégénérescence, tandis que le vaisseau *sous-endostylaire Ve* des mêmes individus débouche directement dans le grand tube périphérique colonial *Vp*.

Chaque blastozoïde de cinquième génération B^5 présente un tube vasculaire *sous-endostylaire ve*, qui va déboucher directement dans le vaisseau périphérique *Vp* ; chacun d'eux présente de même *le pédicule ectodermique pd* qui le relie à l'ascidiozoïde progéniteur et par lequel lui arrivent les corpuscules sanguins nécessaires à sa nutrition.

Système vasculaire de chaque blastozoïde chez les colonies âgées. — Chacun des nouveaux ascidiozoïdes prend comme chez les jeunes colonies précédentes un tube vasculaire *sous-endostylaire* qui se développe de même de très bonne heure. Quand il a atteint la taille de l'adulte, il s'en est développé un second, *sous-intestinal :* tous les deux vont déboucher directement dans le canal périphérique ; quelquefois aussi le canal sous-intestinal, dont le trajet est plus long,

s'anastomose avec un autre des anciens qu'il a rencontré sur son passage.

Il résulte donc encore de cette disposition que chacun de ces nouveaux blastozoïdes est directement en relation avec celui qui l'a produit par un pédicule ectodermique, et qu'il est indirectement en relation avec *tous les membres de la colonie* par le canal périphérique, dans lequel débouchent tous les vaisseaux sous-endostylaires et sous-intestinaux.

Le processus se continue ainsi avec la même régularité chez tous les ascidiozoïdes nouveaux qui viennent s'ajouter à la colonie et le nombre des tubes vasculaires va ainsi en augmentant peu à peu, en même temps que de nouvelles ampoules se développent sur le tube périphérique, à mesure que ce dernier s'accroît.

Durée des tubes vasculaires. — La disposition générale des tubes vasculaires resterait toujours discernable, s'il ne se produisait jamais d'atrophie parmi les blastozoïdes, et si les anciennes générations, en disparaissant pour céder la place aux nouvelles, ne venaient toujours apporter une grande complication dans le réseau vasculaire.

On sait que les blastozoïdes, après leur mort, entrent en dégénérescence, qu'ils forment une masse granuleuse qui se réduit de plus en plus et est refoulée plus ou moins profondément dans le cormus. Or, que deviennent les trois tubes vasculaires de l'ascidiozoïde en dégénérescence ?

L'étude des coupes et des cormus entiers préparés comme je l'ai dit plus haut, *montre que les deux tubes vasculaires du blastozoïde persistent même après sa mort* et continuent à mettre la masse granuleuse qui résulte de sa dégénérescence en relation avec le tube périphérique ; *il en est de même de ses deux pédicules ectodermiques*, par lesquels les produits de sa dégénérescence passent dans les deux blastozoïdes de la génération suivante qu'avait engendrés l'ascidiozoïde de son vivant.

Della Valle (11) a déjà signalé ce fait « que le pédicule[1] ectodermique du bourgeon persiste et devient un tube qu

met en communication le système vasculaire du nouvel individu avec celui de toute la colonie. » Pour être complet, il faut ajouter que ce pédicule dure autant que le blastozoïde lui-même, et même après que la masse granuleuse qui provient de sa dégénérescence été complètement absorbée.

C'est ce que montre la colonie de la figure 64, Pl. VIII qui représente en même temps que trois blastozoïdes adultes B^4 deux autres plus anciens B^3 et B'^3 qui sont en dégénérescence.

Le blastozoïde en dégénérescence B'^3, qui se trouve sur la droite de la figure, n'en avait produit qu'un seul qui est aussi l'adulte de droite sur la figure. De cette masse en dégénérescence B'^3 se détachent :

1° Le *pédicule ectodermique primitif Pd''* qui établit encore une communication directe entre l'ancien individu B'^3 et son bourgeon B^4 ;

2° L'*ancien tube sous-endostylaire Ve''*, qui se jette dans le tube périphérique *Vp*, après s'être anastomosé avec le vaisseau sous-intestinal *Vi* de l'adulte ;

3° L'*ancien tube sous-intestinal Vi''*, qui se jette encore dans le vaisseau périphérique, après s'être anastomosé avec un autre qui s'étend sous tout le cormus et qui appartenait, comme nous le verrons tout à l'heure, à une génération plus ancienne.

Le blastozoïde en dégénérescence B^3 qui est à gauche, en a produit deux autres, maintenant à l'état adulte et avec chacun desquels il est encore en communication par les pédicules ectodermiques primitifs *Pd* et *Pd'*.

Il en part également deux autres, dont l'un se jette dans un grand vaisseau *Vi'* qui s'étend entre les deux blastozoïdes de droite, et l'autre s'anastomose avec le vaisseau sous-intestinal *Vi* de l'adulte de gauche.

Quant aux deux grands vaisseaux *Vi'* et *Ve'* qui partent du centre et s'étendent l'un à droite et l'autre à gauche du blastozoïde adulte médian, ce sont tout simplement ceux qui appartenaient à l'ascidiozoïde, maintenant complète-

ment disparu, qui a donné naissance aux deux qui sont actuellement en dégénérescence.

Ces deux vaisseaux primitifs de la colonie se sont anastomosés comme on le voit, à différentes reprises, avec ceux qui se sont développés dans la suite et avec lesquels ils se sont rencontrés dans leur marche vers la périphérie.

Dans la colonie représentée sur la figure 65, Pl. VIII, les deux blastozoïdes en dégénérescence B^3 et B'^3 ne forment plus qu'un petit amas granuleux extrêmement réduit; on en voit cependant encore partir les pédicules ectodermiques *Pd* qui les font communiquer avec la génération suivante (ceux de la masse granuleuse inférieure B'^3 sont recouverts par elle et invisibles sur le dessin; celui de gauche de la masse granuleuse supérieure B^3 se trouve maintenant ne plus déboucher tout à fait dans celle-ci, par suite de l'énorme réduction qu'elle a subie). Quant aux deux tubes vasculaires ventraux de chacun de ces ascidiozoïdes en dégénérescence, ils se montrent avec la plus grande netteté; ce sont les quatre grands tubes *Vi'* et *Ve'*, *Vi''* et *Ve''* qui partent du centre du cormus et qui se jettent dans le canal périphérique.

Ces deux ascidiozoïdes presque complètement disparus B^3 et B'^3 ont été eux-mêmes produits par un autre B^2, dont on ne voit plus de traces. Seulement les deux pédicules ectodermiques qui réunissaient ce dernier à la génération suivante B^3 et B'^3 ont persisté, et établissent maintenant une communication directe entre ces deux blastozoïdes en voie de disparition, ce qui explique que les quatre grands vaisseaux *Ve'* et *Vi'*, *Vi''* et *Ve''* de ces derniers soient en continuité les uns avec les autres dans la partie centrale du cormus. Et quand les deux petites masses granuleuses B^3 et B'^3 auront complètement disparu, ces quatre grands vaisseaux se trouveront être, deux à deux, la continuation l'un de l'autre et constitueront les grands vaisseaux qui s'ouvriront à leurs deux extrémités dans le canal périphérique, en s'étendant sous tout le cormus. Telle est l'origine de la troisième catégorie de vaisseaux que je citais au début de ce chapitre,

c'est-à-dire des grands vaisseaux qui s'étendent transversalement sous toute la colonie.

Détermination de l'âge d'une colonie par les tubes vasculaires. — La persistance des tubes vasculaires, même après la disparition complète des ascidiozoïdes auxquels ils appartenaient, peut être utilisée avantageusement, dans certains cas, pour la détermination du nombre des générations qui se sont succédé dans la colonie.

Cette méthode pourrait même être d'un emploi général, si l'observation des tubes était plus facile qu'elle ne l'est réellement, et si dans les colonies âgées, ces vaisseaux ne fournissaient pas un réseau aussi complexe par suite des anastomoses qui se produisent secondairement. Mais la chose est possible au moins dans les colonies encore jeunes, chez celles qui n'en sont encore qu'à la quatrième ou cinquième génération. C'est ainsi que dans la colonie représentée sur la figure 64, l'examen des vaisseaux persistants permet d'en reconnaître deux (les deux situés l'un à droite et l'autre à gauche de l'ascidiozoïde médian) qui n'appartiennent à aucun des ascidiozoïdes actuellement présents dans la colonie et qui sont les deux vaisseaux d'un ascidiozoïde antérieur dont il ne reste plus de traces; tous les autres vaisseaux appartiennent à des blastozoïdes encore présents dans le cormus. Nous pouvons conclure que cet ascidiozoïde antérieur, dont il ne reste que les deux tubes vasculaires, était celui qui avait été engendré par l'oozoïde fondateur.

Cette détermination du nombre des générations a été encore possible pour la colonie représentée pl. VIII, Fig. 65. Tous les tubes vasculaires qu'on y observe appartiennent à des blastozoïdes encore présents dans le cormus, sauf deux vaisseaux qui sont ceux d'un ascidiozoïde B^2 dont on ne voit plus de traces et qui a engendré les deux B^3 et B'^3 qui sont actuellement en dégénérescence.

Mais il n'y a absolument que dans le cas de ces jeunes colonies qu'il est possible de tirer parti du nombre des ubes vasculaires pour déterminer celui des générations qui

se sont succédé. Quand quatre ou cinq générations seulement ont disparu, leurs tubes vasculaires restants se sont anastomosés les uns avec les autres et leur nombre est par suite impossible à déterminer exactement.

Il n'en serait pas de même évidemment si chaque tube gardait son indépendance, ou si les deux tubes d'un même blastozoïde se contentaient de se mettre bout à bout à la suite de la disparition complète de ce blastozoïde. Un calcul très simple permet de se rendre compte de la complication que peut atteindre l'appareil vasculaire.

En effet, dans le cas où la blastogénèse se produit normalement, sans aucune atrophie, on sait que la larve donne un blastozoïde, celui-ci en donne deux autres. Chacun de ceux-ci deux autres, et ainsi de suite, c'est-à-dire que leur nombre croît comme les termes d'une progression géométrique dont le premier terme est 1 et la raison est 2.

La sixième génération par exemple (fig. 65) comprendra seize blastozoïdes et si on veut avoir le nombre total de ceux qui ont composé les six premières générations adultes, il n'y a qu'à appliquer la formule connue qui donne la somme des termes d'une progression géométrique

$$\frac{lq-a}{q-1}$$

l, étant le dernier terme, a le premier et q, la raison. Ce qui donne pour le cas particulier que nous considérons

$$\frac{16\times 2-1}{2-1}=31$$

Ces 31 blastozoïdes auront formé en tout 62 tubes vasculaires, plus 31 petits pédicules ectodermiques qui restent toujours très courts. Or, dans de semblables colonies, il est déjà impossible de déterminer le nombre d'ascidiozoïdes disparus, tant leurs vaisseaux se sont déjà fusionnés les uns avec les autres.

En faisant le même calcul pour avoir le nombre de tubes produits par les dix premières générations, on trouve que

cette 10[e] génération, dans les conditions normales, compte 256 adultes et que 511 blastozoïdes se sont succédé jusqu'à ce moment dans le cormus, produisant un ensemble de 1022 tubes vasculaires; sans compter les pédicules ectodermiques qui mettent chaque individu en relation directe avec ses deux bourgeons, et qui sont par conséquent au nombre de 511. Tous ces vaisseaux se sont anastomosés les uns avec les autres et forment un lacis des plus complexes.

Je n'ai pas besoin d'insister davantage pour montrer combien il serait puéril de vouloir tirer un parti quelconque de ces tubes vasculaires pour déterminer le nombre des individus morts, et je ne cite ces chiffres que pour donner une idée de la complication que peut atteindre le réseau chez les colonies âgées.

Relations des divers systèmes d'un même cormus. — Tout ce qui précède est relatif aux tubes vasculaires d'un même système, c'est-à-dire d'un ensemble d'ascidiozoïdes groupés autour d'un cloaque commun; nous avons suivi la complication de l'appareil vasculaire à mesure que de nouveaux individus venaient s'intercaler entre les anciens.

Mais nous avons vu (p. 195) que lorsque les blastozoïdes du système primitif deviennent nombreux et serrés, un ou plusieurs des nouveaux formés, au lieu de s'intercaler entre les anciens, émigrent à une certaine distance pour jeter les bases d'un nouveau système. Le nouveau système en voie de formation se met-il en relation avec l'ancien?

Considérons d'abord le cas *où c'est un seul ascidiozoïde qui s'éloigne du parent* pour aller constituer un système voisin. A mesure que le blastozoïde fondateur d'un nouveau système s'éloigne de l'ancien, *le pédicule ectodermique qui le relie au parent s'allonge de son côté*, *sans se rompre*, et établit une première communication directe entre les deux systèmes.

D'autre part, au moment de l'émigration du blastozoïde, *son tube sous-endostylaire* qui s'est développé de très bonne heure, comme on sait (p. 238), *pouvait s'ouvrir déjà dans le tube périphérique colonial;* dans tous les cas il s'y ouvrira

dans la suite, et d'autant plus facilement d'ailleurs que ce blastozoïde migrateur, en s'éloignant du parent, s'est en somme rapproché de la périphérie du cormus.

Enfin, il en sera de même plus tard *pour le tube vasculaire sous-intestinal, qui va toujours se jeter directement dans le vaisseau périphérique* ou dans un des tubes plus anciens du cormus.

Le second système d'un cormus est donc en relation étroite avec les blastozoïdes du premier : *le blastozoïde fondateur communique directement avec son parent par son pédicule ectodermique, et indirectement avec tout le système primitif au moyen de ses deux autres tubes* (*vaisseau sous-endostylaire et vaisseau sous-intestinal*), qui se déversent toujours soit dans le vaisseau périphérique général, soit dans d'autres vaisseaux appartenant à des blastozoïdes voisins.

Il en est de même pour tous les nouveaux systèmes qui viennent s'ajouter autour du système primitif.

Si, au contraire, comme nous l'avons vu (p. 196), un nouveau système est constitué à l'origine par deux ou un plus grand nombre de blastozoïdes qui se sont éloignés du système primitif, les relations vasculaires entre les deux systèmes n'en sont que plus étroites, puisque plusieurs blastozoïdes du nouveau système restent en communication directe avec ceux de l'ancien par leurs pédicules ectodermiques.

Si on considère maintenant, non pas un jeune cormus comprenant deux ou trois systèmes, mais bien un de ces cormus très étendus qui renferment un grand nombre de systèmes juxtaposés, et si l'on étudie le développement des tubes vasculaires d'un jeune bourgeon qui appartient à un système central, *on trouve toujours qu'il se forme les trois mêmes vaisseaux pour chaque blastozoïde : pédicule ectodermique, vaisseau sous-endostylaire et vaisseau sous-intestinal*. Seulement, le vaisseau périphérique commun qui porte les ampoules étant très éloigné, *le vaisseau sous-intestinal et le vaisseau sous-endostylaire n'arrivent pas à se déverser directement dans ce vaisseau périphérique*, mais s'anastomosent avec un des nom-

breux tubes qui parcourent la face inférieure du cormus.

En résumé, que l'on considère un jeune cormus ou un cormus âgé renfermant un grand nombre de systèmes, on trouve toujours (fig. 64 et 65, pl. VIII) :

1° Un pédicule ectodermique qui met en communication directe chaque blastozoïde avec le parent dont il dérive. C'est par ce tube, généralement court, que le jeune blastozoïde reçoit directement sa nourriture du parent, c'est par ce tube qu'après la mort de celui-ci une portion notable des éléments provenant de sa dégénérescence passe dans le jeune blastozoïde (voir p. 253).

Ce pédicule constitue essentiellement l'un des vaisseaux nourriciers du jeune blastozoïde, jusqu'à ce que celui-ci parvienne à l'état adulte et s'ouvre à son tour à l'extérieur pour y puiser directement sa nourriture.

Et ainsi que je l'ai démontré ailleurs (v. p. 217), plusieurs générations existant simultanément dans le même cormus chez les Botrylles et les Botrylloïdes (en général il y en a trois, quelquefois deux ou même quatre), il en résulte que le blastozoïde le plus âgé est en relation directe par les pédicules ectodermiques avec les ascidiozoïdes des générations suivantes qui sont dérivées de lui. M. Jourdain (*39*) qui a constaté l'existence simultanée de plusieurs générations successives chez les *Botrylloïdes rubrum*, n'a pas signalé ces pédicules ectodermiques qui mettent en relation directe ces diverses générations.

2° Outre le vaisseau nourricier principal du jeune blastozoïde, chaque ascidiozoïde en porte toujours deux autres, l'un sous-endostylaire, l'autre sous-intestinal, qui vont se jeter plus ou moins directement dans le vaisseau périphérique général du cormus, *et mettent ainsi tous les membres d'un même cormus en relation indirecte les uns avec les autres*. Ils forment un réseau d'autant plus complexe que le cormus est plus âgé ; c'est à cet ensemble qu'il convient d'appliquer le nom de *système vasculaire colonial*, en y comprenant les pédicules ectodermiques qui font communiquer directement

les ascidiozoïdes issus les uns des autres, bien que ces pédicules restent en général courts.

Ces vaisseaux persistent non seulement après la mort de l'ascidiozoïde auquel ils appartiennent, mais même après sa disparition complète du cormus, *ce qui explique la complication progressive du système vasculaire et la formation des grands tubes vasculaires qui s'étendent sous tout le cormus.*

Lahille (*55*) considère le système vasculaire colonial comme une exception ; la plupart des cormus des Synascidies sont pour lui de simples agrégations d'individus isolés les uns des autres à l'état adulte et ayant chacun un système circulatoire propre ; les Pérophores, les Clavelines et quelques types de la famille des Cionidés seuls possèderaient un réseau vasculaire. Pour les Botryllidés, en particulier, Lahille dit que les anastomoses d'appendices ne se produisent qu'après la blastogénèse ; qu'au début, les jeunes cénobies ne sont que de simples agrégations et que ce n'est que plus tard que se forme le réseau vasculaire colonial.

Ce ne peut être évidemment qu'à la suite d'observations très superficielles que Lahille est arrivé à de semblables conclusions, qui s'éloignent si considérablement, comme on le voit, de celles que m'ont fournies l'embryogénie et l'étude suivie des relations vasculaires des divers individus qui se succèdent dans un même cormus.

Autre rôle des vaisseaux. — Chaque blastozoïde adulte porte normalement, comme je l'ai dit, deux autres générations, inégalement développées, complètement enfouies dans la tunique de cellulose et qui ne reçoivent leur nourriture que par le pédicule ectodermique qui les relie chacune au blastozoïde progéniteur ou bien à la fois par le pédicule ectodermique et les deux autres tubes vasculaires quand ils sont développés. Mais ces tubes ont un autre rôle dont il n'a jamais été encore question.

Après la mort du blastozoïde progéniteur, *ses trois tubes se montrent remplis d'éléments provenant de sa dégénérescence.* Ces éléments sont conduits par les pédicules ectoder-

miques directement dans les blastozoïdes engendrés par celui qui est en dégénérescence, tandis qu'une autre partie se déverse dans le réseau vasculaire colonial par l'intermédiaire du tube sous-endostylaire et du tube sous-intestinal et sert à la nutrition de toute la colonie.

Quant aux ampoules de la périphérie qui se montrent toujours plus ou moins complètement remplies de corpuscules sanguins, il est possible qu'elles jouent un rôle dans la respiration, en multipliant la surface de contact des globules avec le milieu extérieur.

Lahille (*58*) a vu sur le vivant, et j'ai observé aussi de mon côté, des globules sanguins qui changeaient de couleur au fond des culs-de-sac des ampoules : or ces culs-de-sac étant presque superficiels, il a supposé que ces changements de coloration sont le résultat d'oxydations.

Mais en attendant que ce point soit établi d'une manière irréfutable, il est un rôle de ces ampoules sur lequel on est fixé : c'est que des parois de ces ampoules et aussi des tubes vasculaires, se détachent des cellules qui émigrent peu à peu dans la tunique commune et se différencient progressivement pour constituer de nouvelle substance tunicière.

Della Valle a vu cette migration des cellules s'effectuer sur le vivant, il les a vues se détacher des parois, y rester adhérentes par un simple prolongement pendant quelque temps et finalement s'en isoler complètement et faire dès lors partie de la tunique. Je suis arrivé au même résultat par l'étude des coupes.

Je me suis assuré que la production de la tunicine n'est pas limitée aux ampoules, mais a encore lieu sur la surface des tubes vasculaires et sur toute la surface ectodermique du corps ; seulement les ampoules augmentant dans de notables proportions l'étendue de l'ectoderme à la périphérie du cormus, et renfermant toujours beaucoup de corpuscules sanguins, elles déterminent par suite une production plus considérable de tunicine et permettent ainsi à cette dernière de s'étendre rapidement.

Rôle des Ascidiozoïdes en dégénérescence. — Le premier phénomène par lequel s'annonce la mort de l'ascidiozoïde, c'est la fermeture de ses deux siphons ; dès lors la tunique commune n'éprouvant plus aucune résistance au niveau de ces deux ouvertures, les recouvre insensiblement ; l'ascidiozoïde mort se trouve ainsi complètement englobé dans le cormus et refoulé peu à peu plus profondément par les nouveaux ascidiozoïdes adultes, qui se rapprochent vers le centre du système pour y former leur cloaque commun.

Della Valle (*9*) a déjà étudié les phénomènes essentiels de la dégénérescence d'ascidiozoïdes de *Distaplia* et d'*Aplidium*. Maurice (*60*) les a étudiés chez les *Fragaroïdes*. Comme chez ces espèces, c'est par le sac branchial que commence la désagrégation des Botrylles morts ; ses parois s'affaissent et le volume de la masse se trouve ainsi très vite réduit ; les cellules se désagrègent et leurs contours deviennent de moins en moins visibles.

Le noyau subit aussi des modifications ; ses petites granulations chromatiques disparaissent et comme le carmin lui donne dès lors une coloration uniforme, il est à supposer que la substance chromatique s'est dissoute. C'est surtout dans les longues cellules de l'estomac qu'il est facile de suivre cette désagrégation et ces modifications des éléments. Le tout se résout en une masse granuleuse constituée, après coloration par le carmin, de vésicules plus ou moins grandes dont la partie centrale absorbe la matière colorante, tandis que la périphérie reste absolument incolore.

Ces vésicules s'accolent les unes aux autres, se fusionnent parfois pour en donner de plus volumineuses ; la masse conserve les granulations pigmentaires que possédait l'ascidiozoïde de son vivant. Mais ces granulations se sont modifiées, *car quelle que soit la coloration de l'individu vivant*, la masse granuleuse provenant de sa dégénérescence est toujours d'un *rouge vineux*. Lahille (*58*) a déjà signalé ce fait.

Toutefois, la désagrégation ne s'opère pas avec la même vitesse pour tous les organes : elle débute par le sac branchial

et gagne l'intestin. Le péricarde et le cœur résistent plus longtemps; les deux premiers organes ont déjà perdu leurs contours, que le cœur se montre encore dans sa situation normale avec ses parois intactes.

Mais c'est surtout l'ectoderme qui présente la résistance la plus grande; on le retrouve encore avec ses éléments parfaitement nets alors que la masse granuleuse est déjà très réduite : la persistance de la vitalité de ce feuillet s'explique par le rôle qu'il joue dans la formation de la tunique et dont je parlerai tout à l'heure.

Remarquons enfin que la décomposition des ascidiozoïdes s'opère dans l'intérieur du cormus, par conséquent à l'abri de l'air et des agents habituels de la putréfaction, et que par suite les phénomènes d'oxydation de la masse protoplasmique ne peuvent être que très peu actifs. Il est même très probable que cette dernière s'altère peu ou tout au moins si le protoplasme subit des modifications du fait de la dégénérescence, ces transformations ne sont pas assez profondes pour en faire une substance qui ne soit plus assimilable.

En effet, la masse granuleuse provenant de la dégénérescence d'un ascidiozoïde, n'est pas employée seulement à l'accroissement de la tunique commune comme l'a dit Della Valle, *mais elle sert aussi à la nutrition directe des ascidiozoïdes survivants :*

1° Les éléments cellulaires de la tunique se montrent excessivement nombreux sous l'ectoderme de l'ascidiozoïde en dégénérescence; la coloration par le bleu de méthyline montre à cet endroit des traînées flexueuses de nouvelle substance tunicière, qui rappellent exactement celles qu'on observe autour de l'ectoderme de la larve, à l'apparition de la tunique; il est évident qu'il y a *tout autour de la masse en dégénérescence, une production active de substance tunicière*; cette production doit être attribuée aux éléments de l'ectoderme de l'ascidiozoïde mort, qui conservent très longtemps leur vitalité, ainsi que je l'ai dit, et qui puisent dans la

masse en dégénérescence des matériaux nutritifs abondants qui leur permettent de produire ainsi plus de substance tunicière qu'ils ne le faisaient sur le vivant.

C'est par ce processus que Maurice (*60*) a vu disparaître les ascidiozoïdes morts dans les cormus des Fragaroïdes.

2° Si on examine des coupes des différents tubes vasculaires d'un ascidiozoïde en dégénérescence, on les trouve remplis des mêmes vésicules que celles qui constituent l'ascidiozoïde en désagrégation : petites masses colorées uniformément en rose pâle par le carmin, entourées d'une zone tout à fait incolore ; *les éléments provenant de la dégénérescence se rendent donc dans le système vasculaire général du cormus.*

3° D'autre part, chaque pédicule ectodermique qui met encore l'individu mort en relation avec chacun des deux bourgeons qu'il a engendrés, se montre également rempli de ces éléments ; ils passent dans la cavité sous-ectodermique de ces derniers, se montrent parfois accumulés au débouché du pédicule ectodermique et se répandent dans tous les espaces sanguins ; des cellules mésodermiques errantes se montrent accolées à ces petites vésicules ; nul doute qu'elles les absorbent et les digèrent.

Krohn (*49*) avait remarqué que les tubes vasculaires d'un ascidiozoïde mort sont parcourus par de nombreux corpuscules pigmentaires, et s'était demandé si la masse en dégénérescence ne restait pas ainsi en communication avec les ascidiozoïdes vivants ; mais l'opacité des tissus, qu'il examinait sans aucune préparation préalable, ne lui permit pas de résoudre la question et de se rendre compte de la façon dont les individus morts disparaissaient de la colonie.

Quant à la cause de la dispersion de tous les éléments de la masse granuleuse, il faut évidemment l'attribuer aux courants sanguins coloniaux sur le trajet desquels elle se trouve encore interposée, puisque ses tubes vasculaires ont persisté.

De tels vaisseaux coloniaux n'existent pas chez les *Fragaroïdes* qu'a étudiés Maurice, ni d'ailleurs chez la plupart

des autres A. composées, qui ne sont que de simples agrégations ; on conçoit dès lors que l'ascidiozoïde mort ne puisse être absorbé par les survivants, et qu'il soit employé tout entier à la fabrication de la substance tunicière. Chez les Botryllidés, au contraire, grâce à la présence des tubes vasculaires coloniaux et à la persistance de ces tubes après la mort de l'individu, les éléments de sa dégénérescence sont entraînés par les courants sanguins à la fois chez les blastozoïdes qu'a engendrés cet individu mort et dans tout le système vasculaire de la colonie, pour se répandre de là *chez tous les ascidiozoïdes du cormus*.

Ceux-ci trouvent donc chez les ascidiozoïdes en dégénérescence une source d'éléments nutritifs, qui ne leur est pas inutile d'ailleurs. En effet, au moment ou un ascidiozoïde meurt, on sait que ses deux bourgeons acquièrent à leur tour l'état adulte et ce sont eux qui reçoivent la plus grande partie des éléments en dégénérescence du parent, parce qu'ils en sont très rapprochés et qu'ils communiquent directement avec lui par le court pédicule ectodermique. De plus, chacun de ces deux ascidiozoïdes adultes est accompagné généralement de deux autres générations (voir p. 232) qui normalement comprennent six jeunes bourgeons. Chaque individu adulte, — qui est le seul de chaque ascidiodème à s'ouvrir à l'extérieur, — est donc chargé de pourvoir à la nourriture des deux jeunes générations dérivées de lui, et la provision d'éléments nutritifs qui lui arrivent de l'ascidiozoïde mort, joue un rôle de première importance dans le développement ultérieur des générations nouvelles.

En résumé, une partie des éléments provenant de la dégénérescence des ascidiozoïdes *sert à l'accroissement de la tunique commune*, une deuxième partie se répand par les tubes vasculaires *dans tout le système vasculaire colonial et de là chez tous les ascidiozoïdes du cormus*, où ils sont absorbés par les cellules mésodermiques libres ; enfin la plus grande portion se rend, par les pédicules ectodermiques, *chez les deux ascidiozoïdes* qui ont été engendrés par le blastozoïde en

dégénérescence. Chacun de ceux-ci étant accompagné généralement de deux autres générations qui comprennent normalement six ascidiozoïdes, il en résulte que les produits d'un ascidiozoïde mort passent directement, en grande partie, chez les quatorze ascidiozoïdes dérivés de lui, en admettant que les phénomènes de la blastogénèse se soient passés normalement.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DE LA REPRODUCTION SEXUELLE.

CHAPITRE IX

ORIGINE DE LA GLANDE HERMAPHRODITE.

Si laissant de côté les bourgeons des jeunes colonies en voie de formation, chez lesquelles le manque de matériaux nutritifs apporte des modifications importantes en ce qui concerne la reproduction (voir ch. XII, § 1), nous nous adressons exclusivement aux jeunes bourgeons des colonies âgées comprenant un certain nombre de systèmes, on trouve chacun d'eux possesseur de deux glandes hermaphrodites, l'une à droite, l'autre à gauche du sac branchial.

Ces glandes font leur apparition de très bonne heure chez le jeune blastozoïde : il les possède déjà très développées au moment où la vésicule endodermique primitive commence seulement à produire les diverticules péribranchiaux et periviscéraux, et où le cœur et l'organe vibratile ne sont encore

que deux diverticules terminés en cul-de-sac de la cavité primitive (p. 18). C'est ce que présentent les figures 1 à 6 (Pl. I) qui sont les coupes d'un très jeune bourgeon de *Bot. violaceus* et les figures 7 à 12 qui appartiennent à un bourgeon un peu plus âgé.

A ces deux stades, la masse cellulaire sexuelle de chaque glande *gh* présente deux parties bien distinctes :

1° Deux ou trois ovules volumineux pourvus d'une enveloppe folliculaire presque complète, et accompagnés d'une petite masse d'autres cellules de plus faible taille, mais néanmoins très nettement différenciées en ovules.

2° Une autre masse composée de petites cellules à noyaux relativement volumineux, qui seuls sont parfaitement nets et paraissent plongés dans une substance protoplasmique unique ; les contours de chaque cellule sont en effet assez difficiles à distinguer, ce qui tient à ce qu'on a affaire à de jeunes cellules nouvellement formées et dont les parois sont encore assez peu différenciées ; mais le bleu de méthylène, qui colore bien les membranes, permet de distinguer la faible zone de protoplasme qui appartient en propre à chaque cellule et de reconnaître qu'il ne s'agit pas d'une masse unique et indivise de protoplasme dans laquelle seraient plongés des noyaux, comme celle que Sabatier a décrite dans le jeune ovaire de la *Ciona Intestinalis*.

Cette deuxième partie de la jeune glande hermaphrodite n'est pas encore différenciée ; une grande partie des cellules qui la constituent (fig. 8 à 15, Pl. I) sont concentrées au-dessous des ovules les plus volumineux, qui occupent la partie la plus antérieure de la jeune glande, et le long de la membrane péribranchiale externe. Cette position et l'étude de leur évolution ultérieure montrent qu'elles constituent le rudiment de la portion mâle de la glande.

Les autres petites cellules forment des traînées qui s'immiscent entre les ovules les plus volumineux (fig. 12 et 13), et se continuent d'une part presque sous l'ectoderme dorsal (fig. 10 et 11) au-dessus de jeunes ovules et d'autre part jus-

qu'à l'épaississement ectodermique médio-dorsal qui constitue la plaque mésodermique *m*.

La plaque mésoblastique médio-dorsale se révèle en effet comme le siège de l'origine des glandes génitales, comme elle est également le siège de l'origine des cellules qui se diifférencient plus tard en muscles (p. 16). Mais il semble que l'évolution de cette plaque mésodermique présente deux temps parfaitement distincts : Dans les premiers stades, ceux qui sont représentés par les figures 1 à 13 (Pl. I), on voit toutes les cellules qui se détachent de la plaque mésodermique se diriger à droite et à gauche vers les parois latérales du sac branchial et aller se concentrer pour former la masse cellulaire indifférenciée de la jeune glande hermaphrodite. Ces cellules présentent deux prolongements : un antérieur et un postérieur. Les figures 10, 11, 12 et 13, notamment, représentent très nettement ces traînées de cellules étendues de l'épaississement médio-dorsal jusqu'à la glande sexuelle, avec leurs prolongements.

Les figures 45 à 50 (Pl. IV) qui sont des coupes d'un jeune bourgeon de *Botrylloïdes rubrum* représentent les mêmes processus. Mais ce sont les coupes 11 à 13 qui sont les plus démonstratives : le bourgeon a été fixé au moment d'une prolifération active de la bande médio-dorsale et l'origine des éléments de la glande sexuelle ne fait aucun doute.

Dans les premiers stades, toutes les cellules qui se détachent de l'épaississement ectodermique paraissent donc destinées à constituer les jeunes glandes hermaphrodites. Mais plus tard, quand celles-ci sont devenues beaucoup plus volumineuses, la bande mésoblastique n'engendre plus que des cellules qui se différencient en muscles. Les figures 32 à 35 (Pl. III) d'un bourgeon âgé de *Bot. smaragdus* représentent sous l'ectoderme des files de cellules soudées bout à bout par leurs longs prolongements et qui commencent à se différencier en muscles. Elles se détachent de la bande médio-dorsale et sont nombreuses surtout autour des futures ouvertures de l'ascidiozoïde (fig. 30 et 40, Pl. III).

Je n'ai cependant pas la pensée d'établir une distinction absolue entre les cellules mésoblastiques qui prennent naissance dans les premiers stades et celles qui se forment dans la suite ; il en est bien quelques-unes des premières qui au lieu d'aller se condenser au voisinage de la paroi péribranchiale externe pour constituer la glande hermaphrodite, vont errer entre les deux feuillets embryonnaires et principalement du côté ventral (fig. 1 à fig. 13, Pl. I), mais elles sont très peu nombreuses relativement à celles qui s'agglomèrent pour constituer la glande sexuelle.

Un fait qui m'étonne, c'est que Della Valle (10) ait vu les cellules sexuelles dériver du feuillet externe péribranchial, feuillet qu'il appelle le feuillet *péritonéal externe*. Il décrit un épaississement latéral de chacun de ces feuillets et de cet épaississement il dit avoir vu se détacher les cellules sexuelles.

Cet épaississement latéral existe bien en effet; c'est lui qui forme le premier rudiment par lequel s'annonce tout nouveau bourgeon (voir p. 11 et 41), mais il ne laisse pas détacher de cellules de ses parois, il s'emploie tout entier à la constitution d'un nouveau blastozoïde.

Ce qui a pu induire en erreur le savant ascidiologue italien, c'est que cet épaississement se trouve au voisinage des glandes sexuelles et à un premier examen on peut croire qu'elles en dérivent. Mais au moment où cet épaississement s'annonce, ces dernières sont très volumineuses et la bande médio-dorsale a proliféré depuis longtemps.

Si au lieu d'examiner seulement des bourgeons âgés tels que ceux qu'il a représentés, Della Valle avait porté son attention sur des blastozoïdes beaucoup plus jeunes, chez ceux où les cavités péribranchiales commencent seulement à s'annoncer, il aurait certainement vu :

1° Que l'épaississement de la membrane péribranchiale externe n'existe pas encore et que cependant la glande hermaphrodite, chez ces très jeunes bourgeons, possède, outre ses ovules volumineux, une quantité d'autres petites cellules

encore indifférenciées et de formation toute récente (fig. 1 à 13).

2° Il aurait vu l'épaississement ectodermique médio-dorsal étendu depuis l'ébauche de l'ouverture cloacale jusqu'à celle de l'ouverture buccale, épaississement dont il ne parle pas dans son travail, ce qui l'a empêché également de décrire l'origine du tissu musculaire.

3° Il aurait vu enfin les traînées de cellules mésodermiques partir de la bande médio-dorsale et se diriger à droite et à gauche pour aller se concentrer de chaque côté du sac branchial, et cela à un moment où le jeune blastozoïde ne porte pas encore trace des épaississements latéraux qui engendreraient les cellules sexuelles au dire de Della Valle. Nulle part, sur les figures 1 à 13 qui appartiennent aux deux premiers stades que j'ai décrits (p. 11 à 20 et p. 42), on ne trouve d'épaississement semblable, bien que de nouvelles cellules viennent s'ajouter à la masse sexuelle.

Sur les bourgeons âgés, alors que la glande est à peu près définitivement constituée, on ne voit plus de ces traînées qui s'étendent de la glande jusqu'à l'épaississement médio-dorsal et on peut facilement se méprendre sur la véritable origine de la masse cellulaire sexuelle, qui se trouve alors intimement accolée à la paroi péribranchiale, au voisinage de l'épaississement de cette dernière qui doit engendrer un futur bourgeon.

Cette constitution de la glande sexuelle des Botryllidés, au moyen d'un amas de cellules mésodermiques, rappelle le processus que V. Beneden et Julin (95) ont décrit chez les *Pérophores*, les *Clavelines* et la *Phallusia scabroïdes*.

Tout à fait à l'origine, chez les très jeunes bourgeons dont la cavité primitive commence à constituer ses diverticules latéraux, chaque glande sexuelle comprend donc, comme nous l'avons dit, deux parties bien nettes : une masse ovulaire composée de deux ou trois ovules volumineux et d'un certain nombre d'autres plus petits, et une seconde masse qui comprend des petites cellules indifférenciées accolées à la

membrane péribranchiale ou qui ont pénétré entre les jeunes ovules. Or, au point de vue de l'origine de ces deux parties de chaque glande sexuelle chez les très jeunes bourgeons, il y a une distinction essentielle à établir :

1° Les ovules les plus volumineux, de même que les autres plus petits et déjà nettement différenciés comme tels, n'ont pas pris naissance dans le jeune bourgeon (fig. 1 à 13). J'établis ailleurs (ch. XII, § 1 et 2), que ces ovules ont pris naissance chez une génération précédente ; ce n'est qu'après avoir appartenu successivement à plusieurs blastozoïdes dérivés les uns des autres qu'ils atteignent leur complet développement. Je renvoie au chapitre XII pour ce qui concerne cette migration d'ovules.

Les deux ou trois ovules les plus volumineux de chaque glande que portent les jeunes blastozoïdes représentés en coupe par les figures 1 à 6 et 6 à 13, sont ceux qui atteindront leur maturité chez ces blastozoïdes et qui y seront fécondés.

2° Pour ce qui concerne la deuxième partie de la jeune glande hermaphrodite, celle qui est constituée par l'amas et les traînées de cellules que nous avons vues se détacher de la bande mésodermique médio-dorsale, le plus grand nombre se réunissent en une petite masse compacte qui se place entre les œufs les plus postérieurs et la paroi péribranchiale ; *elles constituent le rudiment de la glande mâle*. Les autres qui se sont immiscées en partie entre les jeunes ovules déjà nettement caractérisés ou qui restent accolées sur la face externe de ces derniers, *se différencieront à leur tour en jeunes ovules* ou bien constitueront *les follicules de ces ovules* (voir page 276). Ce seront par conséquent les ovules propres du jeune bourgeon, ceux qu'il aura engendrés réellement.

Toutefois je ferai remarquer que le nombre des jeunes cellules sexuelles qui se différencient en ovules dans chaque bourgeon est assez restreint : il n'y a jamais, en effet, comme nous le verrons plus loin, que deux ou trois œufs qui sont fécondés dans chaque saison ; de sorte que la plus grande partie des jeunes cellules sexuelles s'accolent aux jeunes

ovules pour leur constituer un follicule ou évoluent en cellules mâles.

Une autre question qui a son importance se pose à propos de la migration des ovules : Les ovules les plus volumineux d'un jeune bourgeon, qui ont appartenu successivement à plusieurs ascendants de ce bourgeon, ainsi que je le démontre ailleurs (ch. XII), sont-ils seuls à provenir duparent, ou sont-ils accompagnés dans leur migration de quelques-unes de ces petites cellules encore indifférenciées qui constituent en partie la jeune glande hermaphrodite?

Un fait certain, c'est que le pédicule ectodermique qui relie le bourgeon au parent livre passage à de petites cellules mésodermiques qui vont de la cavité sous-ectodermique du bourgeon progéniteur dans le jeune (fig. 61, Pl. V). Elles se disséminent dans tout l'espace qui sépare les deux feuillets du bourgeon. Quelques-unes iront-elles contribuer à la formation de la jeune glande hermaphrodite?

Il est difficile de répondre à la question avec une entière certitude. Les cellules mésodermiques qu'on observe dans le pédicule possèdent en effet des prolongements, et ont une ressemblance frappante avec les cellules mésodermiques libres situées entre les deux feuillets du bourgeon. Mais, d'autre part, elles ne diffèrent pas non plus de celles qui se sont détachées tout récemment de la bande mésodermique et qui forment des traînées étendues de cette bande à la masse sexuelle; elles ressemblent de même aux jeunes cellules qui s'accolent aux ovules pour leur constituer un follicule.

Van Beneden et Julin (95) chez les *Phallusia scabroïdes* et chez les *Pérophores* ont constaté aussi une ressemblance frappante entre les cellules périphériques de la jeune glande mâle et les cellules mésoblastiques libres dans le voisinage de la glande; ils ont vu les unes et les autres posséder les mêmes prolongements. Aussi en face de la ressemblance de ces diverses catégories d'éléments et de leur différenciation encore si peu accusée, il est bien difficile d'affirmer si les

cellules mésodermiques qu'on observe dans le pédicule du jeune bourgeon et qui viennent du parent vont s'ajouter à la masse cellulaire sexuelle ou constituer simplement des éléments contractiles.

Leur évolution est beaucoup moins facile à suivre que celle des jeunes ovules qui, eux, sont déjà nettement différenciés comme tels et qui se reconnaissent toujours très facilement.

Néanmoins, étant donné d'une part que la quantité de cellules mésodermiques qui passent du parent dans le bourgeon est faible relativement à la masse cellulaire indifférenciée qui s'observe dans chaque glande sexuelle, et étant donnée d'autre part la prolifération très active de la bande mésodermique médio-dorsale, de laquelle on voit très nettement partir des traînées de jeunes cellules sexuelles, il est certain que la bande mésoblastique engendre, sinon la totalité, au moins la plus grande partie de la masse indifférenciée de la glande, et que si quelques-uns des plus jeunes éléments de cette dernière proviennent du parent, ils ne sont jamais qu'en petit nombre (Voir le cas particulier des colonies en formation, ch. XII). En résumé :

1° Dans chaque jeune bourgeon, la bande mésodermique médio-dorsale engendre un grand nombre de petites cellules qui vont se concentrer de chaque côté du sac branchial, *autour d'ovules jeunes et vieux venus par migration du blastozoïde progéniteur;* ces petites cellules constituent *la masse cellulaire indifférenciée de toute jeune glande hermaphrodite.*

Peut-être des cellules mésodermiques libres, venues du parent par le pédicule ectodermique, s'ajoutent-elles à la masse sexuelle primitive; dans tous les cas, ces cellules sont peu nombreuses.

2° Des petites cellules indifférenciées qui constituent la jeune glande hermaphrodite, il faut faire deux parts; les unes s'immiscent entre des ovules déjà différenciés, leur constituent des follicules comme nous le verrons plus loin (page 276), ou bien se différencient elles-mêmes en ovules.

Ces derniers, réunis aux ovules déjà différenciés venus du parent, constituent le jeune ovaire du bourgeon.

Le reste des petites cellules indifférenciées primitives forme une masse qui se concentre tout près de la membrane péribranchiale et au contact de la masse ovarienne, un peu à la partie postérieure de celle-ci : *c'est la jeune glande mâle.*

Pour ce qui concerne l'origine de la jeune glande hermaphrodite, celle-ci comprend deux parties : la première composée d'ovules nettement différenciés, dont deux ou trois plus volumineux que les autres et qui seront fécondés dans le jeune bourgeon où nous les observons. *Tous ces ovules proviennent du blastozoïde progéniteur, qui lui-même les a reçus de ses ascendants* (voir ch. XII, § 1 et 2).

La deuxième partie de la glande comprend de très jeunes cellules qui ont pris naissance chez le bourgeon même, aux dépens de la bande mésodermique médio-dorsale. Les unes évoluent en follicules, d'autres en jeunes ovules qui subiront leur évolution à travers plusieurs générations successives.

La partie mâle de la glande prend naissance également dans le jeune bourgeon et aux dépens aussi de la bande mésodermique; ces cellules accomplissent toute leur évolution dans le bourgeon même qui les a produites ; en dehors de l'observation directe qui conduit à cette conclusion, je cite ailleurs des faits (ch. XIII, § 1) qui la confirment pleinement. Il y a donc une différence dans la rapidité de l'évolution de la glande mâle et de la glande femelle; les ovules nécessitent l'existence de plusieurs générations pour atteindre leur complet développement, les cellules mâles atteignent leur maturité chez le bourgeon même où elles ont pris naissance. Ces faits sont d'accord avec nos connaissances générales sur l'évolution des cellules sexuelles : on sait en effet que chez tous les animaux, en général, les cellules mâles sont mûres avant les ovules.

CHAPITRE X

DÉVELOPPEMENT DES FOLLICULES TESTICULAIRES.

Nous avons vu que dans la glande sexuelle primitive, c'est la masse cellulaire située près de la membrane péribranchiale et un peu en arrière des ovules qui évoluera pour constituer les follicules spermatiques. Ce sont les transformations principales de cette masse cellulaire que nous allons décrire ici, sans nous occuper toutefois de la genèse des zoospermes : les éléments cellulaires qui les produisent sont en effet de trop faibles dimensions chez les Botryllidés, et chez toutes les Ascidies en général, pour qu'il soit possible de s'y livrer à une étude sérieuse de la spermatogénèse.

Premier stade (Pl. I, fig. 1 à 13).

A l'origine, chaque glande mâle n'est représentée que par un petit amas de cellules sphériques, sans cavité centrale, adjacent à celui des jeunes ovules, avec lesquels il constitue en réalité une seule glande hermaphrodite. Ces cellules ont perdu les prolongements qu'elles possèdent quand elles se transportent de la bande mésodermique médio-dorsale sur les côtés du sac branchial.

Les cellules de la portion mâle sont pressées les unes contre les autres, la couche protoplasmique de chacune d'elles faible et les contours cellulaires assez faiblement indiqués, même par le bleu de méthylène qui d'ordinaire colore bien les membranes; mais les noyaux sont volumineux et l'ensemble de la glande mâle paraît une masse de noyaux enfouis dans une masse protoplasmique unique. Mais néanmoins, l'emploi du bleu de méthylène et des forts grossissements montre bien qu'à ce moment, c'est-à-dire tout à fait au début, alors que la vésicule endodermique du jeune bourgeon ne fait que commencer à se diviser, chaque noyau est

entouré de sa couche protoplasmique spéciale, et que la glande est réellement une agglomération de cellules et non de noyaux répartis dans une masse indivise de protoplasme.

Second stade (Pl. VII, fig. 81).

A mesure que s'accroît la masse cellulaire mâle, elle commence à se diviser en deux par un sillon qui part de la face externe (fig. 81, Pl. VII). Mais le changement le plus important qui se fait durant cet accroissement de volume, c'est la formation d'une petite cavité au centre de la masse cellulaire, ou plus exactement de deux cavités, une dans chacun des deux lobes, qui communiquent ensemble.

Les cellules forment alors deux groupes bien distincts :

1° Les unes *périphériques* plus nombreuses, serrées les unes contre les autres et disposées sur plusieurs rangées, limitent la cavité centrale ;

2° Dans cette cavité, d'autres cellules sont libres, espacées ou réunies en petits groupes ; ces cellules se sont détachées de la périphérie.

Ces cellules internes sont celles dont l'évolution est le plus précoce ; ce sont elles qui les premières se différencient pour produire les zoospermes ; nous verrons, en effet, dans la suite, que c'est au centre de chaque follicule que les premiers spermatozoïdes feront leur apparition.

Chacune des cellules centrales qui existent à ce stade donne-t-elle un zoosperme ou se multiplie-t-elle pour donner des spermatoblastes qui, eux, donneront chacun un zoosperme ? Bien que la petitesse des éléments soit une cause de difficulté pour l'observation de ces phénomènes, on peut remarquer cependant que lorsque les cellules perdent leurs contours quelque temps avant leur différenciation définitive en zoospermes, leur diamètre est beaucoup plus faible que celui des cellules qui constituent la glande à ce second stade ; d'autre part le volume de la glande va en croissant, bien qu'il n'y ait pas de cellules qui viennent s'y ajouter de l'extérieur. De sorte qu'il est bien certain que les grandes cel-

lules qui se détachent des parois à ce second stade pour tomber dans la cavité centrale se divisent, avant de subir leur différenciation définitive, et qu'il faut les considérer comme des cellules mères de spermatoblastes.

Il est à remarquer que *les cellules qui constituent l'assise la plus externe de la masse spermatogène ne diffèrent pas, à ce moment, de celles qui sont situées plus profondément.*

Derniers stades (Pl. VII, fig. 82 et 83).

La glande mâle a considérablement augmenté de volume, et comme l'ovaire qui lui est accolé sur une certaine étendue s'opposait à son accroissement régulier, la masse testiculaire a pris un développement plus considérable dans les régions où elle a rencontré le moins de résistance de la part des œufs, de sorte qu'elle se montre découpée en *lobes ou follicules* sur sa face externe.

Ces lobes, au nombre de quatre ou cinq au stade que nous décrivons ici, vont aller en augmentant et atteindre six ou sept, ainsi que Della Valle (10) l'a vu chez les adultes; en même temps les sillons qui les séparent s'accentuent de plus en plus. Trois sortes d'éléments se présentent à ce stade dans chaque follicule :

1° Les cellules situées tout à fait à la périphérie de la masse cellulaire et qui forment *l'assise la plus externe*, suivent une évolution différente de celle des cellules internes; leur noyau ne renferme que très peu de chromatine et se distingue parfaitement sous ce rapport du noyau des cellules internes. Ces cellules périphériques bien qu'encore globuleuses comme toutes les autres, sont très serrées les unes contre les autres et *leur arrangement en membrane continue*, distincte de toute la masse interne, est déjà évidente et nous verrons leurs caractères s'éloigner de plus en plus de ceux des cellules internes. Ces cellules périphériques des jeunes follicules testiculaires *se différencieront pour constituer à la glande une enveloppe qui se moulera exactement sur tous les follicules.*

2° Au-dessous de cette membrane en formation, on observe de nombreuses cellules rondes, à gros noyaux très riches en chromatine, que le carmin colore fortement; elles sont serrées les unes contre les autres et forment plusieurs couches au-dessous de l'enveloppe périphérique.

3° La cavité centrale de chaque follicule est entièrement comblée par les petites cellules provenant de la division de celles qui y étaient éparses au stade précédent. Les plus centrales d'entre elles ont déjà subi une différenciation considérable que je n'ai pu suivre dans ses détails, à cause de la petitesse des éléments, de sorte qu'il ne m'a pas été possible d'élucider le rôle de chacune des parties de la cellule dans la genèse du zoosperme. Ce que j'ai pu constater, c'est que chacune de ces cellules engendre un zoosperme qui se montre enroulé sur lui-même et qui se présente sur les coupes comme un petit amas de trois ou quatre granulations colorées fortement par le carmin ; cet amas est entouré d'une petite zone claire, reste de la cellule qui constituera le liquide clair dans lequel nagent les spermatozoïdes à la maturité.

Ce n'est que peu à peu que cette différenciation ultime des cellules spermatiques, commencée au centre de chaque follicule, se manifeste chez les cellules voisines et enfin chez celles qui sont tout à fait à la périphérie, au contact de l'assise la plus externe, qui s'est différenciée en membrane enveloppe de toute la glande (*f'*, fig. 82 et 83); de sorte que dans la région centrale de chaque follicule il y aura des zoospermes mûrs ou à peu près, alors que les cellules de la périphérie auront à peine commencé à se différencier. Ces éléments à divers états s'observent même dans des follicules dont le court canal déférent est déjà rempli de spermatozoïdes.

Ceux-ci sont tous orientés de la même façon à l'intérieur des follicules (fig. 83); ils forment des traînées toutes dirigées vers le *déférent*. En colorant à la fois par le carmin et le bleu de méthylène, les spermatozoïdes mûrs absorbent fortement le bleu, tandis que les éléments périphériques dont la différenciation n'est pas encore complète sont

violacés par suite de la superposition du carmin et du bleu.

Membrane des follicules. — Un point qui doit particulièrement nous arrêter, ce sont les modifications subies par la couche cellulaire la plus externe des follicules.

Serrées les unes contre les autres aux premiers stades (*f'* fig. 81), elles deviennent de moins en moins nettement globuleuses à mesure que le volume de la glande augmente (*f'*, fig. 82) et se disposent de bonne heure en une membrane nettement caractérisée; elles ont, chez les follicules mûrs, la forme de petites cellules plates, allongées (*f'*, fig. 83), qui s'étendent sur tout le pourtour des follicules, limitant les sillons qui séparent ces derniers et allant se continuer par l'épithélium du canal déférent *df*.

Cette membrane *f'* ne doit pas être confondue avec l'ectoderme de l'ascidiozoïde (*Ect*, fig. 81 à 83), auquel elle se montre très souvent accolée du côté externe. Le conduit déférent, d'abord simple bosselure de la portion interne de la paroi *f'* des jeunes follicules (*df*, fig. 81 à 83), s'est allongé un peu pour aller s'ouvrir par le plus court chemin dans la cavité péribranchiale et constituer un court canal commun aux divers follicules, dans lequel se déverseront leurs produits. Les parois de ce conduit ne sont que *le prolongement de l'enveloppe f' des follicules*, seulement les cellules qui les constituent ne se sont guère éloignées de la forme globuleuse primitive qu'elles avaient dans le jeune âge de la glande; elles sont devenues cubiques, tandis qu'autour des follicules mêmes, les cellules de l'enveloppe se sont allongées et aplaties considérablement.

La conclusion de l'étude du développement de la membrane des follicules, c'est donc que *cette membrane est formée par des cellules qui faisaient partie de la jeune glande*, que ces cellules ne sont que *les plus externes de la masse sexuelle primitive* et qu'à l'origine elles ne se distinguaient nullement des internes, qui se sont différenciées en spermatozoïdes. Celles de ces cellules périphériques qui étaient ad-

jacentes à la membrane péribranchiale *Perb* (fig. 81 à8 3) du parent ont formé le tube déférent.

L'enveloppe des follicules spermatiques et le canal déférent ne sont donc qu'une portion de la masse spermatogène primitive.

C'est à de semblables conclusions que sont arrivés V. Beneden et Julin (95) chez les Pérophores et les Clavelines.

C'est à dessein que j'insiste sur ce point, parce qu'il apporte des éclaircissements précieux sur une question encore fort discutée, *sur l'origine de la membrane folliculaire de l'œuf*. Nombre d'auteurs qui ont étudié l'ovogénèse des Tuniciers, Kuppfer, Ganin, Fol, Roule, Sabatier, s'accordent à regarder les cellules du follicule de l'œuf comme une production de l'œuf même ; leurs divergences ne portent que sur des points de détails.

L'étude que j'ai faite du développement de cette membrane chez les Botrylles (ch. XI, § 2) m'a amené au contraire à voir dans ce follicule de l'œuf une production des petites cellules du jeune ovaire qui ont évolué dans un sens différent de celui des vrais ovules, de même que les cellules externes de la masse spermatogène se différencient pour constituer l'enveloppe des follicules testiculaires. *Je considère par conséquent la membrane de la glande mâle comme l'homologue du follicule de l'œuf* et cette homologie me fait repousser d'une manière absolue les vues des naturalistes qui attribuent une origine intraovulaire au follicule ovarien.

Je partage au contraire l'opinion de V. Beneden et Julin qui ont déjà signalé une semblable homologie chez les Pérophores.

CHAPITRE XI

DÉVELOPPEMENT DES ENVELOPPES LARVAIRES.

§ 1. — **Historique.**

Pour la clarté de l'historique qui va suivre il est nécessaire que j'expose d'abord quelles sont les diverses enveloppes

d'un œuf mûr de Botrylle ou de Botrylloïde, telles que me les ont montrées les coupes que j'ai étudiées.

L'œuf mûr chez les *Botryllus violaceus* présente trois enveloppes concentriques (fig. 93, Pl. IX) :

1° L'externe *F* composée de cellules à peu près cubiques à ce moment et que la larve abandonnera quand elle tombera dans le cloaque (*Follicule externe*) ;

2° Une plus intérieure *f*, constituée par des cellules déjà un peu fusiformes et qui iront en s'aplatissant de plus en plus ; elles proviennent de la prolifération des cellules du follicule externe, et je désigne cette membrane sous le nom de *follicule interne ;* elle accompagne la larve à l'éclosion et lui constitue son enveloppe la plus externe;

3° Au-dessous du follicule interne et en contact direct avec le vitellus de l'œuf, se trouvent des cellules sphériques ou ovoïdes, plus ou moins serrées les unes contre les autres et réparties à peu près régulièrement en une seule assise. Ce sont les cellules désignées encore très souvent sous le nom impropre de *cellules du testa.*

Ces différentes enveloppes paraissent exister chez tous les Botryllidés. Je les ai observées chez tous ceux que j'ai étudiés (*B. violaceus*, *B. smaragdus*, *B. Schlosseri*, *B. aurolineatus*, *Botrylloïdes rubrum*, *B. rotifera*, *B. prostratum*).

Deux questions divisent les auteurs :

1° L'origine de chacune des membranes de l'œuf ;

2° Le rôle de la couche dite du « testa », couche des « globules granuleux » de Fol (Ciona).

1° *Origine des membranes.*

Les travaux sur cette question sont nombreux et les divergences assez considérables; mais sans entrer dans les détails de ces divergences et sans refaire ici un historique que Fol (16), Sabatier (83) et Van Beneden (95) ont présenté aussi complet que possible, on peut dire que trois opinions diverses ont été émises, qui résument l'ensemble des recherches faites jusqu'à présent.

1° Fol (15 à 17), Sabatier (80 à 83) et Roule (75 à 78) font

naître de *l'ovule lui-même les cellules du follicule et celles du* TESTA, bien que par des processus différents, il est vrai (*Ciona Intestinalis*).

Bien antérieurement, Kuppfer (51) et Metschnikoff (62) avaient de même attribué une origine intraovulaire aux cellules du « testa ».

2° Une deuxième opinion, émise en premier lieu par Kowalevsky et partagée depuis par Ganin (*Botryllus*), Ussow, Giard (*Lithonephria*), Maurice (*Fragaroïdes*), considère le « testa » *comme une production de l'épithélium folliculaire* et non de l'ovule même.

Plus récemment, V. Beneden et Julin dans leurs savantes *Recherches sur la morphologie des Tuniciers* ont étudié non seulement le développement du « testa », mais encore celui du follicule (*Claveline*, *Pérophore*). Ils font dériver les cellules folliculeuses du même épithélium germinatif qui donne naissance aux ovules ; les cellules du « testa » sont à leur tour une production secondaire de l'épithélium folliculaire, de sorte que pour ces auteurs, l'œuf, à proprement parler, est un œuf nu comme celui des Appendiculaires ; *ses différentes membranes prennent naissance en dehors de lui*;

3° Enfin, une troisième opinion, qui peut être regardée comme une opinion moyenne entre les deux précédentes, est celle que Davidoff (8) a émise récemment sur les œufs de *Distaplia :* le follicule est formé par des cellules qui dérivent du même épithélium germinatif qui produit les ovules ainsi que V. Beneden et Julin l'ont vu chez la Claveline et le Pérophore; les cellules du testa, au contraire, ont une origine intra-ovulaire pour Davidoff.

2° *Rôle du testa.* — En ce qui concerne le rôle du « testa » les opinions sont moins diverses.

D'une part, Kuppfer et Kowalevsky font former la tunique commune aux dépens de ces cellules dites « du testa »; c'est de là que vient précisément cette dernière dénomination. Mais Hertwig, E. Van Beneden et tous les ascidiologues qui ont suivi, Semper, de Lacaze-Duthiers, Della Valle, Maurice,

nient que ces cellules jouent un rôle quelconque dans la genèse de la tunique et c'est l'opinion qui prévaut aujourd'hui.

Il n'est pas sans importance de remarquer que tous les Tuniciers étudiés par les auteurs que nous venons de citer (Asc. simples, Fragaroïdes, Pérophore, Claveline) sont des formes chez lesquelles l'œuf quitte l'ovaire à un moment donné, en y abandonnant certaines de ses membranes et en entraînant d'autres avec lui dans le cloaque, où il va subir la suite de son développement. Il y a donc, chez ces espèces, une distinction à faire entre les membranes que l'œuf abandonne et celles qu'il entraîne dans le cloaque; selon qu'on l'étudie dans l'un ou l'autre de ces deux cavités, on lui trouve des enveloppes différentes.

Cette distinction n'a jamais été nettement faite; c'est ainsi que Maurice (60) dit que l'œuf des Fragaroïdes entraîne *toutes ses membranes sans exception* dans la chambre incubatrice, tandis que V. Beneden (95), chez la Claveline, trouve que les deux membranes les plus internes de l'œuf sont les seules qui l'accompagnent dans le cloaque, *le follicule externe restant en place au moment de la ponte.*

Étant donné que Maurice a trouvé la plus grande analogie entre la disposition et la structure des organes génitaux des Fragaroïdes et des Clavelines, telles qu'elles ont été décrites chez ces dernières par V. Beneden et Julin, on est en droit de se demander si les divergences de ces auteurs à propos des membranes qui quittent l'œuf ou l'accompagnent au moment de la ponte sont bien fondées. Et si on ne s'entend pas sur la distinction des membranes que l'œuf abandonne dans l'ovaire et de celles qu'il entraîne dans le cloaque, comment dès lors s'étonner des opinions si diverses qui ont été émises sur le rôle de chacune de ces enveloppes et sur leur origine?

Il est bien évident que ce genre d'erreurs n'existe pas si pour l'étude de ces membranes on s'adresse à des espèces dont les œufs sont fécondés et subissent tout leur développement larvaire là même où ils ont pris naissance.

C'est précisément l'avantage que présentent les Botryllidés, dont les larves se développent presque complètement là où l'œuf a été formé, et ne quittent l'enveloppe maternelle que lorsque la genèse des organes est déjà avancée et que la tunique a déjà acquis une certaine épaisseur.

Il est donc relativement plus facile, chez les Botryllidés, de suivre sur place les modifications diverses de chacune des enveloppes primitives de l'œuf et d'assigner à chacune son rôle. La méthode des coupes était tout indiquée pour ces recherches, parce qu'elle permet d'observer les rapports des diverses membranes beaucoup mieux que les dilacérations, qui occasionnent toujours fatalement des déchirures et peuvent faire considérer comme membranes larvaires des portions de parois maternelles arrachées en extrayant l'œuf ou la larve.

Telles sont les considérations qui m'ont décidé à m'occuper à mon tour de cette question des membranes de l'œuf, à la suite de tous les éminents naturalistes dont je viens de parler, persuadé que le choix d'un bon type peut suffire bien souvent, à lui seul, à éclaircir bien des points obscurs.

§ 2. — **Développement du follicule de l'œuf.**

Dans les portions centrales de l'ovaire où les jeunes ovules sont pressés les uns contre les autres, les limites de chacun d'eux ne sont que faiblement indiquées et l'ensemble paraît une masse de noyaux répartis dans une masse unique de protoplasma; l'emploi du bleu de méthylène permet cependant de délimiter chaque ovule et de s'assurer que chaque noyau est réellement entouré d'une couche protoplasmique qui lui appartient en propre. D'ailleurs, la comparaison avec les ovules de la périphérie, qui montrent chacun leur membrane vitelline très nette, ne permet pas de douter que chaque noyau central ne soit entouré de son protoplasma et de sa membrane propres (*Voir les coupes des pl. I à IV*).

D'après Sabatier (82) le jeune ovaire de la *Ciona Intestinalis* serait constitué à l'origine par une masse de noyaux plongés

dans une substance fondamentale du tissu conjonctif; dans la suite ces noyaux s'entoureraient d'une couche protoplasmique très mince, distincte de la substance fondamentale primitive.

Il n'y aurait pas que l'ovaire des Ciona qui lui aurait fourni de semblables résultats, mais encore celui des Phallusies et de *diverses espèces de Botrylles et de Botrylloïdes.*

La description que je viens de donner de la structure du jeune ovaire des Botrylles et des Botrylloïdes montre que je ne puis pas partager l'opinion du savant professeur de Montpellier relativement à la genèse des jeunes cellules ovariennes : ce ne sont pas des noyaux seuls qui se détachent de la bande mésodermique, mais des cellules entières, complètes, bien que la couche protoplasmique soit faible relativement à la dimension des noyaux ; et quand ces cellules se sont agglomérées de chaque côté du sac branchial pour former la masse sexuelle, chacune possède encore sa zone protoplasmique et sa membrane propres.

Je n'ai jamais vu de figures karyokinétiques dans les jeunes cellules ovariennes; peut-être évoluent-elles directement, sans se diviser, après s'être détachées de la bande mésodermique, car si grande que soit la vitesse avec laquelle elles se diviseraient, il serait bien extraordinaire que je n'en eusse jamais trouvé une seule en voie de division, dans le nombre relativement considérable d'ovaires que j'ai examinés.

La vésicule germinative du jeune ovule est volumineuse avec un gros nucléole qui absorbe fortement le carmin. Une et parfois plusieurs taches plus claires que l'on observe dans le nucléole, après coloration par le carmin, montrent bien que sa structure n'est pas homogène.

Le carmin décèle également dans la vésicule germinative un réseau chromatique très riche, qui ne disparaît qu'au moment de la maturité de l'œuf.

Deuxième stade (Pl. IX, fig. 89).

Considérons parmi les très jeunes ovules un de ceux qui

sont situés à la périphérie de l'ovaire; mieux que ceux du centre, qui sont pressés les uns contre les autres, ils se prêtent à l'étude des phénomènes qui se passent à la périphérie de l'ovule. La figure 89, Pl. IX, représente à un fort grossissement deux de ces ovules chez un *B. violaceus*.

Autour de ce jeune ovule périphérique, on voit :

1° Un certain nombre de petites cellules libres, errer dans le voisinage; elles ont un noyau relativement volumineux et une couche protoplasmique faible;

2° D'autres cellules, qui ressemblent tout à fait aux précédentes, se montrent complètement couchées à la surface du vitellus de l'œuf et commencent à lui constituer un follicule;

3° Entre ces deux catégories de cellules, il n'est pas rare d'en trouver qui au lieu d'être complètement couchées à la surface de l'ovule, *n'y sont seulement adhérentes que par une de leurs extrémités;* elles ont été tuées par le liquide fixateur au moment où elles commençaient à entrer en relation avec l'ovule. Certaines d'entre elles, au lieu d'adhérer à l'ovule simplement par une de leurs extrémités, *y sont accolées par une portion de leur paroi latérale.*

Toutes ces cellules, libres autour de l'ovule ou qui lui sont encore incomplètement adhérentes, ne diffèrent en rien les unes des autres. Même taille, même noyau volumineux, mêmes prolongements.

Toutes viennent s'accoler à l'ovule pour lui constituer une enveloppe, *et toutes ont par conséquent une origine extra-ovulaire :* elles proviennent de la bande mésodermique médio-dorsale du jeune bourgeon que j'ai décrite aux IIe et IIIe stades (p. 16 et 23).

Les intermédiaires que j'ai observés entre la cellule complètement couchée sur l'ovule, et celle qui ne lui est encore reliée que par une de ses extrémités, est une preuve sérieuse de l'origine extra-ovulaire de ces cellules.

D'autre part, on observe très souvent un certain nombre de petites cellules déjà à la surface de jeunes ovules dans lesquels il n'y a encore aucune des différenciations internes du

protoplasme dont nous parlerons tout à l'heure, aucune production du noyau qui puisse faire penser à une origine intra-ovulaire de ces cellules externes (œuf de droite de la fig. 89).

L'étude, non pas d'un œuf isolé, mais de toute la masse ovarienne, conduit à la même conclusion. Les figures 6 à 12, Pl. I, montrent une traînée de petites cellules allongées qui se dirigent de l'extérieur dans l'intérieur de l'ovaire, les plus antérieures de la traînée s'immiscent entre les jeunes ovules, quelques-unes se montrant déjà accolées à leur périphérie. *Toutes ces petites cellules constitueront le follicule de l'œuf*, ainsi que le montre la suite de leur évolution.

En face de ces diverses observations, je suis donc amené à nier l'origine intra-ovulaire des cellules qui entourent l'ovule au début, et à ne pas partager l'opinion de Sabatier, ni de Fol ni de Roule. L'enveloppe primitive de l'œuf des Botryllidés est *formée par de petites cellules qui appartiennent à l'ovaire, qui sont situées soit à sa périphérie, soit à son intérieur, et qui, comme toutes les autres petites cellules encore indifférenciées de l'ovaire, ont été produites par la bande mésodermique du jeune bourgeon.* Seulement, au lieu d'évoluer en ovules comme beaucoup de celles qui les accompagnent, elles constituent des membranes enveloppantes pour ces ovules.

Van Beneden et Julin chez la *Claveline* (95) et Davidoff chez les *Distaplia* (8) sont arrivés à de semblables conclusions. Mon opinion est encore fortifiée par l'homologie qu'il convient d'établir entre le follicule de l'œuf et la membrane qui entoure la glande mâle : *cette dernière membrane est aussi constituée par des cellules qui font partie de la masse spermatogène primitive*, ainsi que je l'ai montré plus haut (p. 271). Fol, l'un des partisans de l'origine intra-ovulaire du follicule, a vu, chez l'*Ascidia mammillata* (16), de jeunes ovules entourés déjà de plusieurs cellules folliculaires, ne présenter cependant dans leur intérieur aucun élément en formation traversant le vitellus pour se rendre à sa surface, tandis que chez d'autres Ascidies, chez les *Ciona*, par exemple, le savant naturaliste a assisté à la formation pour ainsi dire continue dans l'intérieur

de l'œuf, des éléments qui d'après lui émigrent à la surface pour constituer le follicule.

Fol en a conclu que la production endogène du follicule a vraisemblablement lieu chez l'*Ascidia mammillata* par poussées distinctes et rapides, en plusieurs fois, au lieu d'être continue comme chez d'autres espèces.

Mais le fait signalé par Fol peut recevoir une toute autre interprétation qui vient à l'appui de mes conclusions sur l'origine extra-ovulaire du follicule chez les Botrylles et les Botrylloïdes : ces quelques cellules qui entourent le jeune ovule chez l'*Ascidia mammillata* ne seraient-elles pas tout simplement, comme chez les Botryllidés, de petites cellules qui appartiennent à l'ovaire et qui se sont accolées à l'ovule avant que celui-ci ait présenté des traces de différenciations intra-vitellines?

Il y a des animaux qui se prêtent beaucoup mieux que d'autres à l'observation de certains faits ; si je me trouve en désaccord avec Fol, Roule et Sabatier sur l'origine du follicule, cela tient peut-être beaucoup à ce que chez les Botryllidés les phénomènes sont plus nettement observables.

Chez les Botryllidés, il n'y a pas comme chez les Ascidies simples, un stroma plus ou moins complexe dans lequel naissent et se développent les divers éléments de la glande reproductrice; la structure de la jeune glande hermaphrodite est beaucoup plus simple (p. 258); les ovules ne se développent pas là où ils ont pris naissance et les migrations qu'ils subissent dans le cours de leur évolution et qui les isolent momentanément les uns des autres (v. ch. XII), ne font que favoriser l'observation en permettant d'en faire l'étude dans des conditions différentes.

D'autre part, l'emploi unique des dilacérations dans cette étude des diverses membranes de l'œuf peut amener des mécomptes. L'observateur qui aurait sous les yeux un jeune ovule isolé par dilacération, tel que celui qui est représenté (fig. 89, Pl. IX) avec une cellule qui lui est adhérente par une de ses extrémités, serait fatalement tenté de voir dans les

relations des deux cellules un simple accident dû à la dilacération, puisqu'on se trouve dans l'impossibilité de juger des relations réelles des deux éléments.

La méthode des coupes qui a l'avantage de conserver les rapports des cellules, se substitue donc ici avec avantage aux dilacérations, et il n'est pas sans intérêt de remarquer que ceux des naturalistes qui attribuent une origine intra-ovulaire aux cellules du follicule. Fol, Sabatier et Roule, ont fait précisément leurs recherches surtout au moyen des dilacérations, tandis que V. Beneden et Davidoff, avec qui je me trouve d'accord sur l'origine extra-ovulaire du follicule, ont étudié comme moi les ovules sur des coupes.

Derniers stades (Pl. IX, fig. 90, 91, 92 et 93).

Les cellules périovulaires sont plus nombreuses et toutes aplaties à la périphérie de l'ovule; certaines paraissent s'être encastrées partiellement dans le vitellus périphérique en le refoulant devant elles.

Elles deviennent de plus en plus globuleuses; en outre, en certains points de la surface de l'œuf, elle se montrent soudées plusieurs ensemble par leurs bords. En d'autres points, elles sont encore isolées et leurs bords aplatis sont intimement soudés à la paroi même de l'ovule; elles ne forment donc pas encore une enveloppe complète à l'œuf (*F*. Pl. IX, fig. 90).

Mais peu à peu cette enveloppe se complète : 1° *par l'adjonction de nouvelles petites cellules ovariennes qui viennent s'accoler à l'ovule;* 2° par la *multiplication de celles qui sont déjà à la périphérie*, et l'œuf est bientôt totalement entouré par une couche complète de ces cellules (Pl. IX, fig. 91, *F*) qui lui constituent ainsi un *follicule primitif*.

En même temps, la taille de ces cellules continue à augmenter dans de notables proportions; elles deviennent de plus en plus globuleuses, de plus en plus serrées; l'aspect fusiforme qu'elles avaient sur les plus jeunes œufs disparaît progressivement (*F*, fig. 91).

A un stade plus avancé (Pl. IX, fig. 92, *F*) *elles sont devenues*

sensiblement cubiques, leur noyau est très volumineux et très riche en chromatine. Elles continuent à se multiplier très activement pour suivre l'accroissement de l'œuf; mais en outre, comme à ce moment l'enveloppe folliculaire est complète, le plus grand nombre des nouvelles cellules formées par ses parois *s'interposent entre le follicule et la surface de l'œuf.*

J'ai observé plusieurs fois des figures karyokinétiques qui ne laissent aucun doute sur la réalité de cette prolifération des cellules du follicule; la direction de ces figures indique que les nouvelles cellules formées se placent au-dessous des cellules périphériques qui les ont produites, au contact du vitellus de l'œuf (Pl. IX, *F* fig. 92, à gauche de la figure).

Au fur et à mesure de leur production, ces cellules pressées entre celles du follicule et la périphérie de l'œuf s'étalent à la surface de celui-ci, se soudent peu à peu entre elles et prennent de bonne heure l'aspect fusiforme sur les coupes; leur gros noyau est généralement ovoïde et très riche en chromatine; par la double coloration du carmin aluné et du bleu de méthylène, la membrane du noyau et la substance chromatique se colorent très fortement en rouge; quant à la membrane cellulaire elle n'absorbe qu'assez faiblement le bleu, mais assez toutefois pour lui assigner ses limites avec certitude. C'est ce que représente la figure 92, Pl. IX (œuf de *B. violaceus* dont la vésicule germinative a perdu ses contours réguliers et commence à éprouver les premières transformations qui précèdent la maturité). On y voit des cellules se détacher de différents points de la membrane folliculaire et se placer entre celle-ci et la surface de l'œuf, *mais sans constituer encore une enveloppe complète.* Quant à la portion périphérique de l'œuf elle se distingue avec la plus grande netteté, car elle absorbe fortement le bleu de méthylène.

Enfin, un peu plus tard, alors que la vésicule germinative n'a pas encore disparu, les cellules détachées du follicule sont devenues plus nombreuses, toutes se sont soudées par leurs bords et *constituent une deuxième enveloppe sous-jacente au*

follicule primitif; je la désignerai sous le nom de *follicule interne* (fig. 93, *f*) et le follicule primitif sous le nom de *follicule externe*.

Comme le *follicule interne* accompagne la larve à la sortie du cloaque et qu'il limite extérieurement la tunique cellulosique, il peut être encore qualifié de *membrane péritunicale*.

Pendant que les parois du follicule externe prolifèrent, le vitellus de l'œuf est lui-même le siège d'une production abondante de cellules de rebut (cellules du « testa ») dont je parlerai tout à l'heure et qui se dirigent à la surface du vitellus; elles se trouvent être par conséquent en contact plus ou moins intime avec les cellules *du follicule interne*. Ces cellules de rebut ne doivent cependant pas être confondues avec celles de cette dernière membrane; il est vrai que les noyaux des unes et des autres présentent une structure histologique à peu près identique; mais leur évolution et leur rôle sont tout à fait distincts, comme nous le verrons en étudiant le développement des cellules de *rebut*.

J'ai représenté la figure 92, Pl. IX, de préférence à beaucoup d'autres, parce que l'alcool, sur une certaine étendue, a amené le retrait de la masse vitelline de l'œuf et permet de mieux se rendre compte de la prolifération des cellules du follicule externe et de leurs rapports avec les cellules de rebut; dans les régions qui ont été le moins contractées par l'alcool (partie droite de la figure), les cellules du follicule interne se montrent tout à fait à la surface du vitellus et en certains points en contact intime avec des cellules de rebut; mais dans les endroits où la substance vitelline s'est contractée davantage et s'est séparée du follicule, on observe avec la plus grande netteté : 1° la prolifération des cellules externes du follicule primitif, avec des figures karyokinétiques et des cellules internes encore incomplètement détachées des externes qui les ont engendrées; 2° un certain nombre de cellules du follicule interne *f* fusiformes, avec leur membrane cellulaire parfaitement nette (par coloration au bleu de méthylène); 3° la paroi non moins nette du vitellus (même colo-

rant) ; 4° enfin, *dans ce vitellus même* et vers la périphérie, de gros noyaux dont la paroi se colore fortement par le carmin aluné et qui renferment de nombreux grains de chromatine ; ils sont répartis à ce moment sans ordre à la périphérie du vitellus et ne forment pas encore une couche continue.

C'est à ces éléments venus *de l'intérieur de l'œuf* que Fol, Roule et Sabatier attribuent la formation du follicule chez les *Ciona; mais l'étude de l'évolution ultérieure de ces éléments montre que ce ne sont que des éléments de rebut qui subiront une dégénérescence progressive* (voir p. 284) ; les phénomènes si nets que je viens d'exposer sur le développement des deux membranes folliculaires montrent qu'elles ont été constituées exclusivement par de petites cellules ovariennes, sans participation aucune d'éléments venus de l'intérieur.

Un des arguments qu'invoque Fol pour soutenir que le follicule de l'œuf des *Ciona* est bien d'origine intra-ovulaire, qu'il est bien constitué par additions successives d'éléments venus de l'intérieur du vitellus, c'est qu'il n'a jamais observé la multiplication des premières cellules du follicule.

Or, cette multiplication ne fait pas de doute chez les Botryllidés (fig. 92, Pl. IX); je dois ajouter, il est vrai, que j'ai examiné un nombre considérable de coupes et que je n'en ai trouvé qu'en assez petit nombre qui soient absolument démonstratives.

Il n'est pas sans intérêt de remarquer que chez aucun des autres Tuniciers étudiés jusqu'à présent sous le rapport de l'ovogénèse, *Ciona*, *Pérophore*, *Claveline*, *Distaplia*, etc., on n'a parlé du dédoublement du follicule primitif en deux membranes distinctes. Maurice (60) dit ne l'avoir pas observé non plus chez les œufs de *Fragaroïdes aurantiacum.*

Je ne saurais dire si ce dédoublement a lieu chez ces espèces comme chez les Botryllidés. Peut-être est-il spécial aux formes qui, comme ces dernières, subissent tout leur développement, non dans le cloaque, mais à l'endroit même où l'œuf a grandi ; le follicule externe est déchiré et abandonné par la larve des Botryllidés quand elle s'échappe dans le

cloaque; le follicule interne, au contraire, est conservé tout entier par la larve et lui constitue son enveloppe la plus externe (p. 295).

§ 3. — Origine des cellules de rebut (cellules dites du « testa »).

Maintenant que les deux couches cellulaires du follicule sont constituées, avant de les suivre dans leur évolution ultérieure, je vais exposer comment se développent les cellules dites « du testa », chez les Botryllidés.

La plupart des auteurs qui se sont occupés de l'ovogénèse chez les Tuniciers, Kuppfer, Metschnikoff, Fol, Roule, Sabatier et, plus récemment, Davidoff, ont attribué à l'œuf même la formation d'éléments qui viennent se concentrer à la surface du vitellus. Les résultats de ces différents auteurs ne diffèrent que par le rôle qu'ils font jouer aux diverses parties de l'œuf (vitellus, noyau et nucléole) dans la formation de ces éléments et *par la destinée qu'ils attribuent à ces derniers :* Pour Davidoff (8) tous ces éléments d'origine intravitelline sont des cellules de rebut qui ne jouent aucun rôle dans la constitution du follicule; Fol, Roule et Sabatier admettent au contraire, avec des différences qui ne sont que secondaires, que ces éléments intravitellins constituent à la fois et le follicule et le « testa ».

Considérons en particulier de jeunes ovules de *Botryllus violaceus*, représentés pl. IX, fig. 89 à 93. Les phénomènes que je vais décrire sont les mêmes chez les autres Botrylles que j'ai étudiés, *B. Schlosseri*, *B. smaragdus*, diverses variétés de *B. violaceus*, *Botrylloïdes rubrum* et *B. prostratum* (Giard).

Chez de très jeunes ovules qui ne sont encore entourés que de quelques cellules du follicule primitif (pl. IX, fig. 89), on observe une vésicule germinative à contours parfaitement nets et qui se colorent fortement par le carmin aluné, après fixation par l'acide acétique cristallisable ; à l'intérieur, un gros nucléole qui, après le même traitement, prend une coloration intense, mais pas partout également ; on observe très souvent des portions où la matière colorante a été moins

fortement absorbée, ce qui montre que la substance du nucléole n'est pas absolument homogène.

Des grains de chromatine de grosseur variable sont épars dans le noyau, mais sont surtout nombreux à la périphérie interne de la paroi de ce noyau.

A plusieurs reprises, j'ai trouvé dans de jeunes œufs de diverses espèces de Botrylles et de Botrylloïdes un très gros grain de chromatine formant comme un second nucléole à côté du premier. C'en est un qui est représenté pl. IX, fig. 89.

Au même stade, et dans le vitellus de ce même œuf (fig. 89) on trouve une petite masse irrégulière, légèrement mamelonnée, que le carmin colore aussi fortement que la chromatine du noyau et qu'il faut par conséquent considérer aussi comme de nature chromatique.

L'œuf de la figure 90 (pl. IX), un peu plus âgé que le précédent, représente à un plus fort grossissement deux de ces masses chromatiques situées dans la profondeur du vitellus. Par les doubles colorations par le carmin aluné et le bleu de méthylène, et en arrêtant l'action de ce dernier à temps, on arrive à obtenir une coloration rouge violet intense pour les amas de chromatine, tandis que le bleu de méthylène colore uniformément tout le vitellus, *excepté tout autour de chaque amas de chromatine* où le protoplasme se teinte à peine ; cette zone claire correspond à la portion du vitellus qui est en voie de différenciation pour constituer une nouvelle cellule, dont la masse chromatique représente le noyau.

On trouve de ces éléments tout au voisinage de la vésicule germinative, d'autres dans le milieu du vitellus, et enfin chez les œufs plus âgés, dont la vésicule germinative commence à perdre ses contours, on les observe en quantité considérable à la périphérie de l'œuf, en contact plus ou moins immédiat avec les cellules du follicule interne (pl. IX, fig. 91, 92 et 93, *r*); ces éléments se différencient dans tout le vitellus et émigrent progressivement à la périphérie ; ils se placent d'abord plus ou moins régulièrement les uns près des autres (fig. 92, *r*), puis finissent par former

une assise presque complète sous le follicule interne. Mais il est à remarquer que ces éléments, bien que parfois serrés les uns contre les autres, surtout chez les œufs complètement développés et qui atteignent leur maturité, ne se soudent jamais ensemble pour constituer une membrane, comme se sont soudées les cellules primitives du follicule. *Ils sont simplement juxtaposés*, et comme ce sont des éléments de rebut de l'œuf, qui entrent de bonne heure en dégénérescence *et qui ne se multiplient pas*, ainsi que nous l'apprendra leur évolution ultérieure, il en résulte qu'ils se désagrègent rapidement dès que l'œuf augmente de dimension, principalement lors de la segmentation (pl. IX, fig. 94 *r*).

Au moment où la vésicule germinative commence à se différencier, ces cellules de rebut sont déjà très nombreuses à la périphérie du vitellus (pl. IX, fig. 92 et 93); elles possèdent une vésicule germinative dont la paroi est parfaitement nette après coloration par le carmin aluné ou le bleu de méthylène ; elle renferme un grand nombre de grains de chromatine et tout autour d'elle le vitellus se colore beaucoup moins énergiquement qu'ailleurs.

Comme je l'ai déjà fait remarquer, ces noyaux périvitellins présentent alors la plus grande ressemblance avec ceux du follicule interne, et c'est évidemment ce qui a fait dire à Fol que chez le *Botrylloïdes rubrum*, *ces éléments du « testa » forment plusieurs stratifications;* ce savant naturaliste n'a pas fait entre les véritables cellules de rebut et celles du follicule interne la distinction qu'il convient de faire ; sans doute cette distinction est difficile à établir si on se borne, comme Fol, à examiner l'œuf seulement à un seul stade, au moment, par exemple, où les éléments de rebut tapissent à peu près complétement la périphérie de l'œuf et se montrent accolés au follicule interne ; il est absolument indispensable, pour résoudre la question, de suivre l'évolution complète de ces différentes catégories d'éléments.

Or, l'étude qui précède nous a montré que si leurs noyaux se ressemblent à un moment donné, *les cellules de rebut et*

celles du follicule interne n'en ont pas moins une origine absolument distincte; d'autre part, l'histoire de leur évolution après la fécondation de l'œuf *nous montrera qu'elles ont aussi une destinée tout à fait différente,* et qu'il y a par conséquent une distinction capitale à faire, chez les Botryllidés, entre les cellules de rebut et celles du follicule interne qui leur sont adjacentes.

Tous les éléments, sans exception, qui prennent naissance dans la profondeur du vitellus ne sont que des éléments de rebut, aucun d'eux ne prend part à la constitution du follicule, qui est tout entier d'origine extra-ovulaire.

Davidoff est arrivé à des conclusions tout à fait identiques chez les œufs de *Distaplia*.

Mais les résultats de ce naturaliste et les miens s'éloignent considérablement de ceux de Fol, de Roule et de Sabatier. Roule et Sabatier pensent que chez les *Ciona*, *les premiers éléments intra-ovulaires* qui se différencient *constituent le follicule*, tandis que ceux qui prennent naissance à la fin, alors que le follicule est déjà formé, constituent seuls les cellules de rebut (« testa »).

Fol attribue de même une origine intra-ovulaire aux cellules du follicule et aux éléments de rebut; mais ces derniers résulteraient de la différenciation de la partie la plus superficielle du vitellus seule, tandis que les cellules du follicule prendraient naissance dans la profondeur du vitellus, *avec participation de la vésicule germinative de l'œuf*.

Quant au processus par lequel les cellules de rebut se différencient dans le vitellus, celui que j'ai observé chez les Botryllidés est le même que celui que Sabatier a décrit chez les œufs de *Ciona Intestinalis* et d'*Ascidia*, et par suite mes résultats ne diffèrent de ceux du savant professeur de Montpellier que par le rôle qu'il attribue aux premières cellules de rebut dans la constitution du follicule.

Je pense avec Sabatier que les éléments de rebut se différencient tout entiers dans le vitellus; du moins parmi le nombre considérable d'œufs de Botryllidés que j'ai étudiés,

je n'en ai jamais rencontré un qui ait présenté une *extroflexion de la vésicule germinative qui s'isolerait pour constituer le noyau de la cellule de rebut*, ainsi que Fol et Roule l'ont décrit chez les *Ciona* et Davidoff chez les *Distaplia* (1).

J'ai bien vu, comme Fol (fig. 89), des corpuscules chromatiques adjacents à la paroi de la *vésicule germinative et du côté interne*, mais ces corpuscules, peu volumineux, m'ont toujours paru être en relation avec le réseau chromatique de la vésicule germinative dont ils ne constituaient que la partie périphérique. Je ne les ai jamais vus pénétrer dans une évagination de la paroi de la vésicule, qui se romprait ensuite pour laisser le corpuscule isolé dans le vitellus. De ce que les corpuscules chromatiques situés à la face interne de la membrane de la vésicule ressemblent à ceux qui se trouvent au dehors de cette membrane, on ne doit conclure que ceux-ci proviennent des premiers que si on les a vus franchir la paroi de la vésicule.

Fol dit, il est vrai, avoir observé ce passage, mais Sabatier qui a étudié l'ovogénèse chez les mêmes Tuniciers que Fol (en particulier *Ciona Intestinalis*) a nié formellement ce passage et a considéré les observations de Fol comme erronées.

Roule est allé même plus loin que Fol : il a attribué l'origine première de ces corpuscules *à des extroflexions du nucléole, qui traversent le noyau et s'isolent dans le vitellus.* Quatre stades successifs peuvent résumer ses recherches : 1° Extroflexion de la *paroi nucléolaire;* — 2° Amas chromatique à la périphérie *interne* de la paroi *nucléaire;* — 3° Amas chromatique à la périphérie *externe* de cette *même paroi;* — 4° Émigration de ce corpuscule chromatique à la périphérie du vitellus.

Il m'est arrivé, plusieurs fois d'observer comme Roule, de semblables extroflexions *nucléolaires* chez des œufs de *Botrylloïdes rubrum*, de *B. prostratum* et de divers Botrylles,

(1) Beaucoup d'ovules m'ont présenté des *extroflexions irrégulières* de la vésicule germinative; mais elles étaient dues à l'action des différents liquides par lesquels les préparations avaient été traitées.

principalement de *Bot. violaceus;* comme lui j'ai vu des corpuscules de chromatine *à l'intérieur et à l'extérieur de la paroi nucléaire*; mais malheureusement, il n'est pas démontré que ce sont là *les positions successives d'un même corpuscule chromatique;* les stades intermédiaires manquent pour formuler une telle conclusion.

J'estime donc qu'il est sage de se tenir sur la réserve en ce qui concerne l'origine de ces corpuscules chromatiques qui, à un moment donné, se montrent à la partie profonde du vitellus et même tout à fait au voisinage de la membrane de la vésicule germinative. Ce que je puis affirmer, c'est que chez les Botryllidés je n'ai jamais vu cette dernière participer à la formation des cellules de rebut; et dans le cas où le noyau et même le nucléole joueraient le rôle que Fol, Roule et Davidoff leur attribuent chez les Tuniciers qu'ils ont étudiés, il faut bien reconnaître qu'aucun de ces naturalistes n'en a apporté de preuves vraiment décisives.

En résumé, relativement à l'évolution des membranes de l'œuf chez les Botryllidés, depuis la formation du jeune ovule jusqu'à sa maturité, j'arrive aux conclusions suivantes :

1° Le *follicule primitif* de l'œuf est constitué par de jeunes cellules de l'ovaire qui, au lieu d'évoluer en ovules, se sont accolées à la périphérie de petits ovules, s'y sont multipliées et lui ont constitué une enveloppe complète (fig. 89 à 93); on a vu de même (p. 270) que les cellules les plus externes de la jeune glande mâle se différencient pour constituer une enveloppe à cette dernière; le follicule de la glande mâle est l'homologue de celui de l'œuf.

2° Les cellules de ce follicule primitif, d'abord fusiformes, deviennent de plus en plus globuleuses, au fur et à mesure qu'elles se multiplient; l'œuf ne commence pas encore à différencier sa vésicule germinative, que ces cellules sont devenues cubiques et très serrées les unes contre les autres, formant une enveloppe complète à l'œuf (fig. 91 et 92). Elles prolifèrent activement et produisent un grand nombre d'autres cellules qui s'interposent, au fur et à mesure, *entre*

celles du follicule primitif et la périphérie du vitellus. Ces nouvelles cellules s'aplatissent à la surface de l'œuf, se soudent toutes ensemble et *constituent une seconde enveloppe* sous-jacente au follicule primitif; je l'appelle *le follicule interne* (fig. 92 et 93).

3° Pendant que se constituent les deux assises folliculaires, *l'intérieur du vitellus* est lui-même le siège de la différenciation de *cellules de rebut* (anciennement éléments du « testa »); elles débutent chacune par un amas chromatique qui se montre à toutes les profondeurs du vitellus, et s'entoure d'une zone protoplasmique qui se différencie dans le vitellus même (fig. 89 à 91); il est téméraire d'affirmer que le noyau et le nucléole de l'ovule jouent un rôle dans la genèse de ces corpuscules chromatiques.

Au fur et à mesure de leur formation, ces cellules émigrent vers la périphérie du vitellus, et finissent par s'y disposer en une assise unique (fig. 93); elles sont parfois pressées les unes contre les autres, mais elles ne contractent jamais d'adhérence au point de constituer une membrane continue comme celle du follicule. Leur évolution ultérieure montre qu'elles entrent en dégénérescence de bonne heure, et que toutes *sont des éléments de rebut* qui ne jouent aucun rôle ni dans la constitution des membranes de l'œuf ni dans la formation de la tunique cellulosique.

§ 4. — Évolution des membranes de l'œuf après la fécondation.

Je ferai d'abord remarquer une particularité que présente le follicule externe, avant la fécondation, chez tous les Botryllidés ; la portion de ce follicule qui est adjacente à la membrane péribranchiale *s'est allongée en un canal étroit* qui va s'ouvrir dans la cavité péribranchiale. Della Valle (*10*) a signalé l'existence de ce court oviducte qu'il faut qualifier plus exactement de *spermiducte*, car jamais l'œuf ne franchit ce conduit : il sert uniquement à permettre aux spermatozoïdes, qui errent dans la cavité péribranchiale, d'arriver jusqu'au contact de l'œuf.

Remarquons en passant que la différenciation d'une portion du follicule de l'œuf en conduit spécial qui s'ouvre dans la cavité péribranchiale, rappelle exactement celle que subit une portion de l'enveloppe des follicules mâles pour former le canal déférent (v. p. 270) : c'est un argument de plus à l'appui de *l'homologie des enveloppes de l'œuf et de la glande mâle.*

Au moment où l'œuf a atteint un tel développement, c'est-à-dire quand son spermiducte est constitué, depuis longtemps déjà il n'est plus accompagné des petits ovules qui l'entouraient dans la première période de la vie du bourgeon. Ces petits ovules ont émigré dans les jeunes bourgeons que le blastozoïde a formés (ch. XII) et il n'est resté de chaque côté du sac branchial que deux, quelquefois trois ovules, les plus volumineux, qui se montrent tout au voisinage des lobes spermatiques et qui y seront fécondés.

La masse spermatique, profondément découpée en six ou sept lobes, a un seul petit canal déférent commun, tandis que chaque œuf a son spermiducte.

Après la fécondation (v. p. 334) le spermiducte se ferme; l'œuf est de nouveau, comme dans le jeune âge, complètement enfermé entre la membrane péribranchiale et l'ectoderme maternel sans communication avec l'extérieur.

Après la fécondation de l'œuf, l'évolution des diverses assises cellulaires qui l'entourent peut se résumer en cinq stades.

1° *Œuf en voie de segmentation.* — Au moment où l'œuf commence à se segmenter, en raison de sa taille volumineuse, il a repoussé fortement devant lui la membrane péribranchiale externe et proémine dans la cavité péribranchiale, où il est comme suspendu par un pédicule de cette dernière membrane (fig. 94, pl. IX, *Botrylloïdes prostratum*, Giard).

A ce moment l'embryon présente de l'extérieur à l'intérieur les enveloppes suivantes :

1° La *membrane péribranchiale externe* (*Perb*) qu'il a repoussée devant lui au fur et à mesure de son développe-

ment et contre laquelle il est étroitement accolé, excepté sur la face externe. Sur cette dernière face, l'œuf est limité tout à fait extérieurement par *l'ectoderme maternel* (*Ect'*).

2° Le follicule externe *F* (fig. 94, Pl. IX) complètement clos, avec ses cellules encore globuleuses, dont le gros noyau ne présente plus à l'intérieur que quelques granulations chromatiques et qui ne se colore plus que très faiblement par le carmin aluné.

3° Une membrane à cellules fusiformes, dont les noyaux sont encore globuleux; *c'est le follicule interne* (Pl. IX, fig. 94, *f*) qui provient comme nous l'avons vu du dédoublement des cellules du follicule primitif (*F* et *f*, fig. 92).

4° En dedans du follicule interne se trouvent *les cellules de rebut r* (dites du « testa ») qui au moment de la fécondation formaient une assise plus ou moins régulière à la périphérie du vitellus. J'ai fait remarquer déjà que ces cellules, bien qu'elles soient alors pressées parfois les unes contre les autres, ne restaient pas moins indépendantes et *ne constituaient pas une membrane.*

Au moment de la segmentation, *ces cellules*, *qui ne se sont pas multipliées par division*, s'écartent les unes des autres par suite du grossissement interne de l'embryon; elles se montrent alors très distinctes les unes des autres, elles sont libres sous le follicule interne et y sont réparties très irrégulièrement (*r*, fig. 94).

Les doubles colorations au carmin aluné et au bleu de méthylène permettent de les distinguer des tissus environnants au premier coup d'œil: leur protoplasme se montre creusé d'un grand nombre de petites vacuoles et celles-ci absorbent le bleu *avec une extrême intensité.* Quant au noyau, entouré de toutes parts par les vacuoles, il ne colore plus que très faiblement ses parois par le carmin; il est dépourvu de nucléole ou n'en a plus qu'un très faible et est extrêmement pauvre en chromatine.

2° *La cavité entérique primitive est constituée.* — La figure 39, pl. III, représente une coupe d'une jeune larve de

Botrylloïdes prostratum (Giard), dont la cavité primitive vient de se constituer.

Le follicule externe *F* se présente toujours avec ses cellules cubiques, toutefois elles commencent à s'allonger à l'intérieur et à devenir légèrement papillaires. Au-dessous, *le follicule interne f* dont les cellules sont plus aplaties qu'aux stades précédents.

Enfin les éléments de *rebut* (*r*) (testa), ont été repoussés au fur et à mesure de l'accroissement de l'embryon et se sont concentrés en deux ou trois amas distincts à la périphérie de l'ectoderme de la larve. On observe seulement deux de ces amas de cellules chez la larve de *B. prostratum* de la figure 39. Elles sont toujours bien distinctes les unes des autres. Quand la corde dorsale commence à se différencier, et c'est précisément le cas de la larve fig. 39, la plupart des cellules de rebut, repoussées par l'ectoderme, vont se concentrer autour de la queue ; au fur et à mesure que celle-ci s'allonge, elle repousse en effet les deux assises folliculaires et il reste entre celles-ci et la queue un espace libre, dans lequel les cellules de rebut se précipitent, pour ainsi dire, puisqu'elles sont repoussées par l'ectoderme qui partout ailleurs est adjacent au follicule interne.

3° *La cavité primitive de la larve commence à se subdiviser en cavités secondaires.* — C'est le cas de la larve de *Botrylloïdes prostratum* dont une coupe est représentée pl. VII, fig. 78; une portion plus grossie de cette même larve est représentée pl. IX, fig. 95.

La queue de la larve est déjà très allongée et les vésicules des sens commencent à se différencier à la partie antérieure du tube nerveux. Les différentes membranes larvaires sont les mêmes qu'auparavant, mais avec quelques modifications :

1° La membrane péribranchiale externe est toujours complète autour de la larve; elle forme un pédicule étroit du côté externe de l'embryon (*Perb*, pl. VII, fig. 78) ;

2° *Le follicule externe* a ses cellules cubiques qui continuent à s'allonger en dedans et deviennent légèrement pa-

pillaires (*F*, fig. 95); *ces cellules ne s'accroissent plus et leur caractère sénile s'accuse de plus en plus;* leur noyau ne renferme plus que de très rares granulations chromatiques et fixent faiblement le carmin. Aussi cette membrane va-t-elle bientôt céder sous la pression exercée par l'embryon dont le volume s'accroît progressivement;

3° *Le follicule interne* (*f*, fig. 78 et 95) est maintenant constitué par des cellules nettement fusiformes sur les coupes, c'est-à-dire que ces cellules s'aplatissent de plus en plus à la surface de l'embryon au fur et à mesure que celui-ci s'accroît. Elles ressemblent alors à celles des parois de la membrane péribranchiale maternelle *Perb*;

4° Les cellules de rebut *r* sont concentrées pour la plupart, comme auparavant, autour de la queue. Leur noyau n'absorbe que très faiblement les matières colorantes et leur protoplasme devient de plus en plus vésiculeux (fig. 96, pl. IX). Le bleu de méthylène est fortement absorbé par le contenu de ces vésicules qui, par suite, à un faible grossissement, paraissent comme autant de granulations bleues.

La queue de la larve est recouverte par une membrane également à cellules aplaties (*Ect*, fig. 95), et qui en certains points est en contact avec le *follicule interne*, elle est constituée par le prolongement de l'ectoderme de la larve dont les cellules ont pris ici l'aspect fusiforme, tandis qu'elles sont globuleuses sur tout le reste de l'embryon. Cette membrane externe de la queue n'a donc aucun rapport avec les membranes primitives de l'œuf et ne doit pas être confondue avec elles.

L'évolution de ces diverses membranes telle que je viens de la décrire chez les Botrylloïdes est aussi la même jusqu'à présent chez les diverses espèces de *Botrylles* que j'ai étudiées (*B. violaceus* et différentes variétés, *B. smaragdus* et *B. Schlosseri*).

Mais les transformations que subit le *follicule externe* pendant la suite du développement de l'embryon ne sont pas les mêmes chez les deux genres. Tandis que ses cellules restent

sensiblement cubiques chez les Botrylloïdes et deviennent papillaires du côté interne, celles du *follicule externe* des *Botrylles* diminuent peu à peu de volume et s'aplatissent progressivement au fur et à mesure de l'accroissement de l'embryon, c'est-à-dire qu'elles éprouvent les mêmes modifications que le follicule interne *f*; de sorte que les deux assises folliculaires finissent par se ressembler chez les Botrylles (*F*, *f*, fig. 76, pl. VI).

4° *La larve est très avancée dans son développement et est sur le point de tomber dans la cavité péribranchiale.* — Les enveloppes présentent alors les particularités suivantes :

1° La membrane péribranchiale maternelle *Perb* est rompue du côté interne, elle a cédé sous l'effort de la larve qui se développait de plus en plus (pl. VI, fig. 76, larve de *B. violaceus*) ;

2° Le follicule externe *F* est rompu, lui aussi, et de même que la paroi péribranchiale, il ne recouvre plus guère la larve que sur sa face externe; toute sa face interne est plongée directement dans la cavité péribranchiale; la larve représentée sur la figure 76 a été fixée précisément au moment où ses deux membranes les plus externes venaient de se rompre.

Les parois du *follicule externe* sont constituées chez les larves des *Botrylles*, par des cellules aplaties, de cubiques qu'elles étaient primitivement (fig. 92 et 93). Cette nouvelle disposition provient évidemment de ce que ces cellules ont cessé de se multiplier de bonne heure et qu'elles se sont aplaties progressivement à mesure de l'accroissement de l'embryon.

A ce même stade, les cellules du follicule externe des *Botrylloïdes* se sont bien moins éloignées de leur forme primitive; elles se sont allongées du côté interne en formant de ce côté une sorte de petite papille.

Si la rupture de la membrane péribranchiale établit une communication entre la cavité sous-ectodermique parcourue par les globules sanguins et la cavité péribranchiale

parcourue par l'eau, cette rupture doit avoir très vraisemblablement des conséquences fatales pour l'ascidiozoïde?

Sur la coupe représentée par la fig. 76, on voit la membrane péribranchiale maternelle accolée à ce qui reste du follicule externe et les deux membranes sont soudées à leurs extrémités; on conçoit que ces deux membranes se soient accolées l'une à l'autre, fortement pressées qu'elles sont par la larve, et même qu'elles se soient soudées à leurs extrémités, empêchant ainsi les globules sanguins de tomber dans la cavité péribranchiale ; mais je n'ai jamais observé de cas où semblable soudure des deux membranes ne se soit pas produite ; s'il n'en était pas ainsi, on conçoit que rien ne pourrait dès lors empêcher le liquide sanguin de la cavité sous-ectodermique de passer dans la cavité péribranchiale, ce qui amènerait fatalement la mort rapide de l'ascidiozoïde. Mais il faut aussi tenir compte de ce que les larves *pressent fortement le sac branchial*, réduisent considérablement sa cavité et empêchent son fonctionnement normal. Cette remarque a déjà été faite par M. Giard, et il est certain que la présence des larves est une cause de souffrance réelle pour l'ascidiozoïde et qu'elles contribuent à déterminer la mort de ce dernier.

On se rappelle, en effet, que l'observation directe de l'évolution des ascidiozoïdes m'a montré que ceux-ci ne tardent pas à périr après la sortie des larves : si les larges blessures faites par les larves pour tomber dans la cavité cloacale se cicatrîsent assez rapidement pour ne pas déterminer la mort du parent, celle-ci ne peut être attribuée qu'aux mauvaises conditions dans lesquelles se trouvent les ascidiozoïdes au point de vue nutritif, pendant que tout le temps qu'ils portent leurs larves, par suite de la pression que celles-ci exercent sur le sac branchial ; et comme tous les blastozoïdes d'une même génération pondent leurs larves à peu près à la même époque, dans la même belle saison, il en résulte que tous ces blastozoïdes terminent leur évolution en même temps, ce qui est conforme, comme on le voit, aux résul-

tats que m'a donnés l'observation directe des systèmes.

Il serait intéressant de chercher par suite si chez les Ascidies composées pourvues d'un oviducte et dont les œufs subissent tout leur développement dans une ampoule de la cavité cloacale, telles que les Polyclinidés, par exemple, l'évolution des blastozoïdes est terminée de même après la sortie des larves. La cause déterminante de la mort des ascidiozoïdes chez ces formes n'est peut-être pas la même que chez les Botrylles puisque leurs larves, s'étant développées dans le cloaque, sortent par l'ouverture de ce dernier sans lacérer aucune enveloppe maternelle : ce serait un point intéressant à élucider.

3° Si la larve n'est plus entourée que partiellement par la membrane péribranchiale et son follicule externe quand elle est sur le point de tomber dans la cavité cloacale, en revanche le *follicule interne* lui constitue toujours une enveloppe complète. Ses cellules deviennent de plus en plus aplaties à mesure qu'augmente le volume de la larve.

4° Au-dessous se montrent les cellules de rebut dont le contenu est de plus en plus vésiculeux et qui sont toujours réparties çà et là à la surface de l'embryon, mais accumulées pour la plupart au voisinage de la naissance de la queue. Ces éléments sont englobés dans la substance tunicière que l'ectoderme commence à former déjà très activement et qui s'étend entre le feuillet externe de la larve et le *follicule interne* qui, pour cette raison, comme je l'ai déjà dit, peut être aussi qualifié de *membrane péritunicale*. La substance tunicière doit présenter de grandes analogies avec la cuticule des cellules, car comme cette dernière elle absorbe très fortement le bleu de méthylène. Au fur et à mesure que la nouvelle substance est formée, elle repousse l'ancienne vers l'extérieur, et celle-ci *entraîne avec elle les cellules de rebut* qu'elle a englobées peu à peu dans sa masse, de sorte que ces cellules finissent par se montrer tout à fait à la périphérie, sous le *follicule interne*; elles se distinguent toujours très facilement par l'énergie avec laquelle

leur contenu vésiculeux absorbe le bleu de méthylène.

5° *La larve s'échappe dans la cavité péribranchiale.* — Au moment où la larve tombe dans la cavité péribranchiale, elle *abandonne complètement le follicule externe*; celui-ci reste en place; il est retenu par la membrane péribranchiale maternelle à laquelle ses bords se sont plus ou moins intimement soudés, au moment où l'embryon a commencé à rompre ses enveloppes pour faire hernie dans la cavité péribranchiale; la *larve s'échappe entourée uniquement par le follicule interne;*

Chez les ascidiozoïdes dont les larves viennent de tomber dans le cloaque, on retrouve très facilement sur les coupes les restes du follicule externe, accolés à la membrane péribranchiale; les cellules qui le constituent sont très aplaties chez les Botrylles, allongées en papilles chez les Botrylloïdes.

Quand la larve est libre au dehors, sa tunique cellulosique possède déjà une épaisseur notable et sa surface est toujours recouverte par *le follicule interne;* mais les cellules de cette membrane s'aplatissent de plus en plus à mesure que la substance tunicière s'accroît; quand la larve est fixée et qu'elle bourgeonne, ses cellules ne se distinguent plus que très difficilement, tellement elles sont devenues plates et espacées les unes des autres (Pl. VI, fig. 72). Ne se multipliant pas, sous la poussée progressive du corps de la larve, elles finissent par disparaître complètement.

Cette membrane folliculaire interne n'a donc, comme on le voit, qu'une durée limitée, de même que le follicule externe; dans le jeune âge elle limite la substance tunicière encore très molle qui se constitue au début, mais elle disparaît progressivement dans la suite, au fur et à mesure que la substance de la tunique devient plus résistante et que la larve augmente de volume.

La membrane péricellulosique *ou follicule interne* des Botryllidés, par sa structure et sa position à la périphérie de la substance tunicière, est évidemment analogue à celle que V. Beneden et Julin ont décrites chez les larves de Claveline

(Pl. IX de leur mémoire sur la *Morphologie des Tuniciers*) et à la plus externe de celles que Maurice a représentées chez les larves de *Fragaroïdes aurantiacum* (Pl. VI, fig. 66 de son mémoire).

Mais, d'après Maurice, ce follicule larvaire serait le même que le follicule de l'œuf; celui-ci ne se serait pas dédoublé en deux feuillets, dont l'interne seul aurait accompagné la larve à sa sortie. En outre, chez les larves de *Fragaroïdes*, Maurice a trouvé sous le follicule externe *une seconde membrane* qu'il fait provenir d'un dédoublement de l'ectoderme de la larve (*Ep. ex*, Pl VI, fig. 66 de son mémoire); la tunique cellulosique est comprise entre cette membrane et l'ectoderme de la larve et c'est l'ensemble de ces trois formations qui, pour lui, constitue l'*épiderme larvaire*. Rien de semblable n'existe chez les Botryllidés; la tunique y est limitée par l'*ectoderme larvaire* d'une part, et par la *membrane péricellulosique* ou follicule interne de l'autre.

Toutefois, je dois ajouter que les recherches comparatives que j'ai faites à ce sujet chez des larves d'*Amaroucium proliferum*, espèce si voisine des *Fragaroïdes aurantiacum* que Maurice les a identifiées à un moment donné, ne me permettent pas de partager l'opinion de ce naturaliste relativement à l'origine de ce qu'il considère comme un second feuillet ectodermique. Sur les coupes, la tunique cellulosique en beaucoup de points est complètement adhérente au follicule; mais en d'autres, peut-être par suite de la contraction résultant de l'action de l'alcool, sa surface est bien distincte du follicule et elle a un contour parfaitement net après la coloration par le bleu de méthylène; à sa périphérie se trouvent un grand nombre de cellules de *rebut*, qui, par places, sont pressées les unes contre les autres sur une seule assise. Les coupes que j'ai obtenues ont tant de ressemblance avec celle que Maurice a dessinée (fig. 66, Pl. VI, de son mémoire), que je suis convaincu que c'est le contour de la tunique cellulosique, avec les cellules de rebut qui y sont adhérentes que Maurice a considéré comme une

membrane spéciale provenant du dédoublement de l'ectoderme de la larve.

Étude de la tunique. — Il faut aussi considérer comme enveloppe spéciale de la larve, la couche tunicière périectodermique qui apparaît de très bonne heure et prend de plus en plus d'importance à mesure que la larve grandit. Les larves dont les coupes sont représentées sur les Pl. V et VI présentent à l'extérieur de l'ectoderme une substance homogène, parcourue par de fines stries flexueuses, généralement parallèles, très serrées tout au voisinage de l'ectoderme, plus lâches et moins visibles plus à la périphérie. Le bleu de méthylène colore fortement ces stries et plus faiblement la substance fondamentale. Par ci, par là, quelques cellules fusiformes sur les coupes se montrent dans cette substance homogène, les unes encore adhérentes à l'ectoderme qui les a formées, d'autres qui en sont plus éloignées. Les cellules de rebut (testa) sont également noyées dans cette substance fondamentale, vers la périphérie, mais elles se distinguent des précédentes par leur forme globuleuse et l'énergie avec laquelle leurs vacuoles absorbent le bleu de méthylène.

Ces cellules de rebut ne jouent aucun rôle dans la production de la substance tunicière. Celle-ci étant fluide, elle entoure facilement ces cellules, les noie dans sa masse, et comme les anciennes couches de tunicine sont constamment refoulées vers l'extérieur par les nouvelles qui se produisent à la surface de l'épiderme, il en résulte que les cellules de rebut sont entraînées par les couches tunicières les plus anciennes jusqu'à la périphérie, au contact de l'enveloppe péri-cellulosique, où elles disparaissent progressivement sans avoir jamais joué aucun rôle.

C'est l'épiderme de la larve qui engendre la substance tunicière par *sécrétion*, et comme je l'ai déjà dit, la façon dont ce produit se comporte vis-à-vis du bleu de méthylène, qu'il absorbe très facilement, indique qu'il est de nature cuticulaire. Elle commence à se former de très bonne heure, presque aussitôt que le feuillet ectodermique est constitué.

Puis des cellules se détachent même du feuillet épidermique, se répandent dans la substance tunicière et en forment de nouvelle à leur tour; ces cellules se sont d'ailleurs bien vite épuisées, puisqu'elles ne reçoivent plus rien pour assurer leur nutrition; elles disparaissent peu à peu à mesure qu'elles constituent de nouvelle substance tunicière; la tunique est donc essentiellement une production épidermique.

Réunie à l'ectoderme du corps, elle constitue un ensemble qu'il faut qualifier *d'épiderme.* Quant à la membrane externe péri-cellulosique, nous avons vu qu'elle disparaît progressivement, parce que ses cellules ne se multiplient plus et s'aplatissent de plus en plus sous la poussée de la substance tunicière qui s'accroît constamment.

La mort exagère la production de la tunique, ainsi que j'ai pu m'en convaincre par l'examen de jeunes larves mortes accidentellement dans le cloaque. On sait d'ailleurs que c'est un fait général que la mort accélère les productions épidermiques.

Cependant ce serait une erreur de croire que c'est la *propriété exclusive des cellules ectodermiques* de secréter la substance tunicière: les parois de l'évagination endodermique qui, dans le bourgeon, vont à la rencontre de l'ectoderme pour constituer l'ouverture branchiale ou l'ouverture cloacale, secrètent de la substance tunicière tout comme l'ectoderme; c'est elle qui recouvrira les tentacules et se continuera avec celle du siphon et celle de l'extérieur. La figure 14 (Pl, I) représente une coupe qui passe par les deux ouvertures en voie de formation d'un bourgeon de *B. violaceus;* la tunicine s'y montre à l'intérieur; elle est lobulée et renferme quelques cellules qui y ont émigré; ces cellules, ainsi que la tunicine, proviennent de l'évagination *endodermique*, puisque l'ouverture n'est pas encore formée.

On voit que ce processus rappelle ce qui se passe chez les Cœlentérés, où non seulement l'ectoderme, mais encore l'endoderme sécrète une substance gélatineuse dans laquelle

émigrent des éléments dérivés de ces deux feuillets et qui y subissent une différenciation particulière (nerfs, muscles).

Chez les blastozoïdes, la production de la substance tunicière se continue par le même processus que chez la larve : des cellules ectodermiques émigrent dans la tunique et se différencient pour former de nouvelle substance tunicière : Della Valle (10) a déjà décrit cette formation; je ne m'y arrête pas davantage. Je ferai seulement remarquer que ce sont surtout les ampoules ectodermiques de la périphérie qui envoient le plus de cellules dans la tunique : les nombreux corpuscules sanguins accumulés dans ces ampoules, amènent une nutrition plus active dans les cellules de leurs parois; celles-ci prolifèrent beaucoup plus activement à l'extrémité des renflements où elles sont formées par des cellules cylindriques, tandis qu'ailleurs elles sont aplaties. C'est donc surtout autour des ampoules périphériques que se forme la nouvelle substance tunicière.

Ét quand le cormus renferme des ascidiozoïdes en dégénérescence et que leurs éléments se montrent dispersés dans tous les tubes ectodermiques, où ils sont digérés par les corpuscules sanguins, on conçoit que cette nouvelle provision de matériaux nutritifs, accumulés dans les ampoules ectodermiques, détermine encore chez celles-ci une plus grande activité dans la production de la substance tunicière.

Autres productions épidermiques. — Les coupes menées par la partie antérieure de la larve et la naissance de la corde, montrent que l'épiderme forme un lobe saillant dans la région antérieure de la larve : c'est par ce lobe que s'opérera la fixation.

Tout autour de lui se montrent huit ampoules globuleuses, sessiles, constituées par autant de diverticules de l'ectoderme ; ce sont les ampoules qui plus tard se développent beaucoup plus chez la larve pour former le premier système vasculaire de la colonie.

La figure ci-contre montre en coupe deux de ces ampoules et le lobe médian ou céphalique.

Ce lobe présente trois petites éminences ou *papilles adhésives* (*p*, fig. ci-jointe) qui servent à la fixation et qui remplacent les trois ventouses (*organes médusiformes* de Ganin) que l'on trouve chez la plupart des Ascidies simples. Chaque éminence est constituée par un amas de grandes cellules fusiformes, de nature glandulaire et est innervée par un filet (*n*, fig. ci-jointe) qui se détache du ganglion nerveux lui-même.

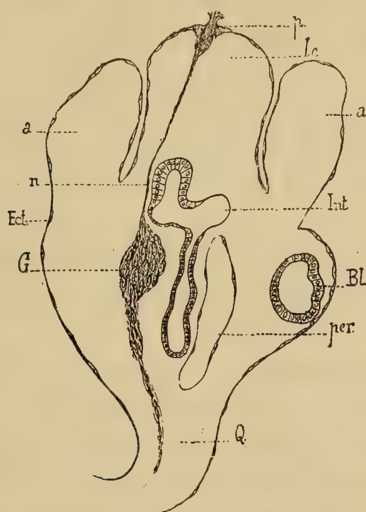


Fig. 3. — Coupe longitudinale d'une jeune larve de *B. violaceus*. *Int*, cavité digestive; — *per*, cavité péribranchiale; — *a*, deux ampoules ectodermiques; — *Ect*, feuillet ectodermique; — *lc*, lobe céphalique avec une des trois papilles adhésives, *p*; — *n*, filet nerveux qui part du ganglion *G* et qui innerve la papille; — *Bl*, coupe du bourgeon de la larve.

Kolliker paraît avoir constaté l'existence de l'innervation de ces papilles, car il considérait ces éminences comme l'épanouissement de nerfs venus du *mamelon* de la larve (lobe céphalique).

La masse cellulaire de chaque papille est constituée aux dépens de l'ectoderme larvaire ; là où doit se former une papille, les cellules de l'ectoderme s'allongent et forment déjà trois petites bosselures, alors que la cavité primitive de la larve commence à peine à produire ses diverticules péribranchiaux. On observe les papilles à cet état chez les

larves de *Botr. prostratum* (Giard) représentées sur les figures 78 (Pl. VII) et 95 (Pl. IX).

Quand les larves se fixent, les cellules glandulaires de chaque papille envoient des filaments très fins, qui traversent la couche de substance tunicière qui existe déjà à ce moment et viennent s'étaler sur la base de fixation (Pl. VII, fig. 84).

Ces fins filaments me paraissent constitués par des prolongements des parois mêmes des cellules glandulaires, et le produit gélatineux secrété par ces dernières s'engage dans ces prolongements pour venir se projeter à l'extérieur, s'y étaler et déterminer la fixation. C'est, comme on le voit, le procédé de fixation qui a été déjà décrit chez diverses autres Ascidies par M. Giard, qui a vu « la substance gélatineuse, fortement condensée dans le renflement terminal, s'échapper brusquement et former comme une sorte de nuage sur la plaque où l'on a fixé le têtard. »

Quant aux prolongements des cellules glandulaires, leur finesse explique bien la dénomination de *soies tactiles* que Ganin (18) avait cru devoir leur donner autrefois.

Résumé du développement des membranes larvaires. — 1° De petites cellules ovariennes s'accolent à la périphérie de l'ovule, s'y multiplient et arrivent à lui constituer une enveloppe complète : *c'est le follicule primitif de l'œuf ;*

2° Les cellules de ce follicule primitif deviennent de plus en plus globuleuses, se multiplient rapidement pour suivre l'accroissement de l'œuf et finissent par constituer une membrane à cellules cubiques. En même temps de nombreuses cellules détachées de ce follicule s'entreposent entre celui-ci et le vitellus, se soudent ensemble et constituent une seconde enveloppe à l'œuf : *c'est le follicule interne*, formé ainsi par le dédoublement du follicule primitif qui devient le *follicule externe de l'œuf ;*

3° Le follicule externe s'allonge en un court tube qui se soude avec la membrane péribranchiale maternelle ; la paroi commune se résorbe au point de contact et ainsi se forme

le conduit qui permettra l'arrivée des spermatozoïdes. Après la fécondation, ce conduit se ferme ;

4° Chez les Botrylloïdes, les cellules du follicule externe restent serrées les unes contre les autres et deviennent légèrement papillaires du côté interne.

Chez les Botrylles, les cellules du follicule externe cessent de se multiplier de bonne heure et s'aplatissent progressivement à mesure que l'embryon augmente de volume. Cette membrane prend le même aspect que la membrane péribranchiale maternelle et que le follicule interne ;

5° Chez tous les Botryllidés, les cellules *du follicule interne*, de globuleuses qu'elles sont à l'origine, s'aplatissent peu à peu à la surface du vitellus et prennent l'aspect fusiforme sur les coupes ;

6° Pour s'échapper dans la cavité péribranchiale et de là dans le cloaque, la larve déchire son follicule externe et la membrane péribranchiale ; ces deux dernières membranes se soudent par leurs bords aux points de rupture ; le follicule externe se trouve ainsi retenu et reste en place au moment où a lieu la sortie de la larve. Celle-ci tombe dans le cloaque, *recouverte seulement par le follicule interne*.

Ce follicule interne limite extérieurement la couche de substance tunicière secrétée par l'ectoderme de la larve. Mais comme cette couche augmente progressivement tandis que les cellules du follicule interne ne croissent plus, ces dernières s'aplatissent de plus en plus à la périphérie de la tunique et finissent par disparaître totalement ;

7° Pendant que se constituent les deux enveloppes folliculaires, de nombreuses cellules se différencient dans l'œuf même, et sont rejetées peu à peu à la périphérie du vitellus, au contact du follicule interne. Ce sont de véritables cellules et non de simples noyaux, comme l'a décrit Fol chez les Ciona. L'étude de leur évolution montre que ce sont des éléments qui entrent de bonne heure en dégénérescence, qui ne jouent aucun rôle ni dans la formation des enveloppes folliculaires ni dans la genèse de la tunique, et

qui doivent être par conséquent qualifiées de *cellules de rebut* (anciennes cellules du « testa » de Kuppfer et de Kowalevsky).

Au moment de la maturité de l'œuf, ces cellules sont en général disposées plus ou moins régulièrement sur une seule assise, mais elles ne sont que juxtaposées et ne forment pas une membrane véritable.

Après la fécondation de l'œuf, quand l'embryon grossit, ces cellules sont repoussées les unes des autres, elles errent entre l'ectoderme et la *follicule interne*, et sont finalement reléguées en grande partie autour de la chorde, où la pression qu'elles subissent est moindre que partout ailleurs.

Quand la substance tunicière apparaît, elle les entoure et les entraîne à la périphérie, au contact du *follicule interne*; elles disparaissent ensuite progressivement, en même temps que le *follicule interne*, sans avoir joué aucun rôle.

CHAPITRE XII

MIGRATIONS SUCCESSIVES DES ÉLÉMENTS SEXUELS.

§ 1. — **Migration des éléments sexuels chez les colonies en formation.**

Une des particularités les plus remarquables des ovules des Botryllidés et qui rappelle ce qui se passe chez les Salpes (Brooks), c'est qu'ils ne subissent pas toutes les phases de leur évolution chez le blastozoïde qui les a produits ; ils se rendent successivement chez plusieurs des ascidiozoïdes issus de ce dernier, avant d'être complètement développés et fécondés.

Aucun des ascidiologues qui se sont occupés des Botryllidés n'a signalé ces phénomènes de migration des ovules, si ce n'est dans ces dernières années Della Valle et plus récemment Lahille. Lahille n'a cité le fait qu'incidemment, sans étudier la question spécialement; avant lui, Della Valle

avait constaté aussi le passage des ovules d'un blastozoïde chez le bourgeon engendré par ce dernier; mais s'agissait-il d'un phénomène accidentel ou bien d'un phénomène général? Della Valle n'a même donné aucun détail sur le cas qu'il a observé, de sorte que cette question de la migration des ovules est encore tout entière à étudier.

L'histoire qu'il a donnée des colonies à divers états de sexualité montre d'ailleurs qu'il n'a pas vu les relations exactes des blastozoïdes d'un même cormus.

Les phénomènes sont plus complexes que le laisse supposer l'observation de Della Valle : *l'évolution d'un ovule nécessite la durée de plusieurs générations successives.* J'ai été conduit à une semblable conclusion, non seulement par l'étude des glandes sexuelles chez les colonies âgées, qui produisent des larves, mais encore par l'étude des jeunes colonies en voie de formation; ces dernières, à ce point de vue, sont même plus intéressantes que les autres.

J'ai déjà montré (p. 177) qu'il n'est pas exact de considérer, comme Krohn et Ganin l'ont fait, l'oozoïde comme une forme asexuée. Si l'examen par transparence n'a pas révélé à ces auteurs l'existence de cellules sexuelles chez les larves, en revanche l'étude de ces dernières au moyen des coupes m'a montré de chaque côté de la branchie un petit groupe de cellules dont quelques-unes sont très nettement différenciées en ovules : taille très considérable relativement aux cellules mésodermiques libres, gros noyau avec nucléole fixant très fortement le carmin.

Les larves chez lesquelles j'ai observé ces cellules venaient seulement de se fixer (*Botr. rubrum*, *Botryllus smaragdus*). Mais je dois dire que quelques-unes des larves que j'ai examinées n'en possédaient pas : c'est un fait que j'expliquerai dans la suite.

Dans tous les cas, aucun oozoïde n'a ses jeunes ovules fécondés, aucun ne donne naissance à d'autres larves : c'est une forme réellement stérile.

Ses cellules sexuelles émigrent dans le jeune bourgeon

engendré par l'oozoïde et s'y divisent en deux portions, l'une à droite, l'autre à gauche du sac branchial.

Chez cet ascidiozoïde de deuxième génération, de nouvelles cellules mésodermiques issues de la bande mésodermique médio-dorsale du bourgeon viennent s'adjoindre à chacune des petites masses sexuelles venues du parent.

Celles-ci deviennent un peu plus volumineuses et quelques-unes de leurs cellules se montrent toujours nettement différenciées en ovules.

Quand cet ascidiozoïde de deuxième génération a déjà une taille volumineuse, égale à peu près à la moitié de celle de l'adulte et que les deux bourgeons qu'il a produits commencent à diviser leur vésicule endodermique en trois, ses cellules sexuelles, *entraînées par le courant sanguin*, vont se concentrer dans chacun des jeunes bourgeons de troisième génération.

La masse sexuelle de chaque côté émigre en général dans le bourgeon correspondant, s'y divise en deux et lui constitue ses deux glandes rudimentaires; ou bien les éléments de cette masse sexuelle se répartissent à la fois entre les deux bourgeons engendrés par l'individu auquel elle appartient (pag. 319).

Ce qu'il importe de bien établir ici, c'est que si un blastozoïde adulte se montre dépourvu d'organes génitaux après en avoir présenté dans le jeune âge, à aucun moment il n'y a eu *atrophie* de la masse sexuelle, mais bien migration.

Des observations absolument précises m'ont permis d'établir ce fait; en voici quelques-unes, parmi les nombreuses que j'ai faites à ce sujet.

Reportons-nous au jeune ascidiodème décrit au troisième stade de la formation des colonies (p. 184) et en particulier aux jeunes blastozoïdes de troisième génération de cet ascidiodème (fig. 62, Pl. VII). De chaque côté du sac péribranchial, sous l'ectoderme, se trouve un amas de cellules de tailles différentes. Les unes avec un noyau volumineux par rapport aux dimensions des cellules, très riche en chromatine et ren-

fermant un nucléole aussi relativement volumineux; ces cellules présentent les caractères bien nets de très jeunes ovules. Elles sont accompagnées d'autres beaucoup plus petites, presque réduites à leur noyau et distribuées irrégulièrement entre les plus volumineuses. De ces petites cellules, non encore différenciées, il n'est pas possible de dire encore si les unes évolueront en ovules, d'autres en cellules mâles.

Les bourgeons qui portent les glandes génitales ont leurs fentes branchiales qui commencent à s'accuser par leurs épaississements, le renflement stomacal est indiqué et le tube dorsal possède ses deux ouvertures.

Or, si on compare l'état de leurs glandes génitales à celles d'un bourgeon *de même âge*, *mais appartenant à une colonie âgée*, dont tous les adultes sont sexués, on trouve d'abord que chez ces derniers la glande est déjà nettement divisée en un amas d'ovules et en un amas de cellules spermatiques. Dans chaque glande, il y a deux ou trois ovules très volumineux dont la taille est en moyenne de 100 à 120 μ, tandis que la taille des ovules que possède la troisième génération de la jeune colonie, ne dépasse pas 20 à 30 μ. De cette comparaison, il ressort que la troisième génération de la jeune colonie, ne possède que des glandes génitales très rudimentaires. Aussi, à n'examiner que ces jeunes bourgeons, on reste convaincu qu'ils représentent la première génération sexuée de l'ascidiodème tant est faible la taille de leurs ovules. Cependant j'ai pu reconnaître que les petits ovules de cette troisième génération lui avaient été légués par la seconde.

J'ai eu la bonne fortune, en effet, de fixer des jeunes colonies de *Botryllus Schlosseri* et de *Botrylloïdes rubrum* au moment même où se produisait la migration; le liquide fixateur a surpris les cellules sexuelles au moment où certaines d'entre elles avaient déjà émigré, tandis que d'autres étaient dans le pédicule ectodermique qui relie le bourgeon au parent; les dernières enfin étaient encore dans le parent.

Considérons en particulier l'une des jeunes colonies de *B. Schlosseri* qui m'a fourni de semblables résultats. C'est l'une

d'elles que représente la figure 62, Pl. VII. *Les trois premières générations de blastozoïdes* depuis la fondation de la colonie y étaient représentées : la plus âgée B^2, adulte, dépourvue de glandes génitales ; la deuxième B^3, moins développée, enfoncée dans la tunique de cellulose et dont l'ascidiozoïde de gauche était dépourvu également de glandes génitales ; enfin, la troisième B^4 constituée par de très jeunes bourgeons dont la vésicule primitive commençait à se diviser en trois. Presque tous les bourgeons B^4 de troisième génération portaient chacun deux petites glandes rudimentaires, composées chacune d'une petite masse cellulaire encore indifférenciée et de cinq ou six petits ovules.

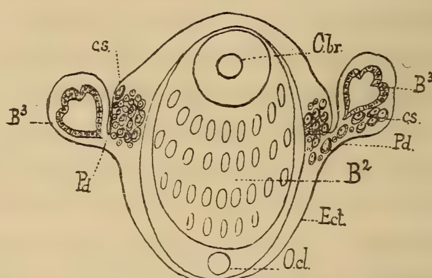


Fig. 4. — Jeune blastozoïde B^2 de *B. Schlosseri* avec les deux jeunes bourgeons B^3 qu'il a engendrés (Ce blastozoïde B^2 est le même que celui qui se trouve à droite de la figure 62, P. VII, où il est désigné par B^3. La génération à laquelle il appartient est la 3e depuis la fondation de la colonie). A droite, les cellules sexuelles *cs* de B^2 sont en voie de migration dans B^3. — A gauche, cette migration n'est pas encore commencée. — *Obr*, future ouverture branchiale. — *Ocl*, future ouverture cloacale. — *Pd*, pédicule ectodermique qui relie chaque bourgeon B^3 au parent.

Parmi ces jeunes blastozoïdes B^4 de troisième génération, il s'en trouvait deux, ceux de droite, qui étaient un peu moins avancés dans leur développement que les autres. La figure demi-schématique ci-contre représente ces deux plus jeunes blastozoïdes en relation avec celui qui les a produits.

Ce blastozoïde progéniteur B^2 présente une glande génitale à gauche, mais en revanche le jeune bourgeon B^3 qu'il a produit de ce côté n'en porte aucune trace.

Quant au jeune blastozoïde de troisième génération B^3

situé à droite, il n'a encore que quelques cellules sexuelles au contact de sa vésicule primitive; mais ce petit amas est relié, par une traînée de cellules semblables, à d'autres de même nature qui sont dans le pédicule ectodermique *Pd* qui relie le bourgeon au parent, et qui se continuent jusque sous l'ectoderme de ce dernier : la migration cellulaire ne fait donc pas de doute. Elle a été surprise par la fixation du côté droit, tandis que du côté gauche elle ne s'était pas encore accomplie. Il est donc bien établi que *toutes les cellules sexuelles de* B^2 (*troisième génération* depuis la fondation de la colonie) *émigrent dans la* quatrième, et *que cette troisième génération demeure stérile.*

Des phénomènes identiques m'ont été présentés par un certain nombre d'autres jeunes colonies que les réactifs fixateurs ont surprises au moment même où s'opérait la migration, notamment par la jeune colonie décrite à la p. 190 et où les éléments sexuels passent de la quatrième dans la cinquième génération. Quelques-uns de ces éléments se montrent à la base du pédicule ectodermique, une portion instable s'est même engagée dans ce pédicule et quelques-uns se sont déjà massés à droite et à gauche du futur sac branchial.

En outre, on observe que la masse sexuelle augmente de volume à mesure qu'on considère des bourgeons appartenant à des ascidiodèmes de plus en plus âgés : c'est qu'en effet, dans chaque jeune blastozoïde, de nouvelles cellules détachées de la bande mésodermique viennent s'ajouter à la masse sexuelle léguée par le parent.

Dans l'étude de la formation des colonies, j'ai décrit à chacun des stades l'état des glandes sexuelles des premières générations, depuis l'oozoïde jusqu'à la sixième génération.

Si l'on se reporte à ces observations (p. 177 et suivantes) on verra que c'est dans la *première génération*, c'est-à-dire chez l'*oozoïde*, qu'apparaissent les premières glandes génitales et que des six premières générations, toutes se montrent *stériles*, après avoir présenté dans le jeune âge chacune

deux glandes génitales rudimentaires. Chacune de ces premières générations a laissé émigrer ses cellules sexuelles dans la génération suivante, ou, pour mieux préciser, chaque ascidiozoïde lègue ses cellules sexuelles aux deux blastozoïdes qu'il produit et entre lesquels elles se partagent.

Arrivent-elles à maturité dans la septième génération? Tous les faits que j'ai observés s'accordent à faire supposer qu'à partir de la septième ou huitième génération les ascidiozoïdes pondent des larves; j'ai observé un cas chez les *Bot. aurolineatus* où la sixième génération possédait des spermatozoïdes.

Il n'est pas possible toutefois d'énoncer une règle fixe; la précocité de la ponte varie avec les conditions dans lesquelles se trouve le jeune ascidiodème au point de vue nutritif.

En effet, les conditions spéciales dans lesquelles se trouvent les jeunes colonies, expliquent parfaitement pourquoi les glandes génitales des premières générations n'arrivent pas à maturité chez l'ascidiozoïde qui leur a donné naissance : chez ces jeunes colonies, la production de la tunique commune et des bourgeons est menée très activement et nécessite des éléments nutritifs abondants; les blastozoïdes en dégénérescence sont d'autant moins nombreux dans les colonies en formation que celles-ci sont plus jeunes; les matériaux nutritifs dont ces blastozoïdes morts sont la source et qui sont absorbés par les ascidiozoïdes vivants, ne sont donc que peu considérables et même insuffisants parfois pour empêcher l'atrophie des jeunes bourgeons, qui se produit très souvent, ainsi que nous l'avons déjà vu. On conçoit que cette pauvreté de matériaux nutritifs empêche de même les glandes sexuelles de se développer complétement; elle explique le développement très variable de ces glandes chez les larves et même leur absence totale chez certaines d'entre elles.

Mais quand arrive la septième génération, par exemple, la quatrième termine son évolution et les quatre ascidiozoïdes qui la composaient se trouvent en dégénérescence (Voir p. 194). C'est une provision de matériaux nutritifs relative-

ment considérables que les ascidiozoïdes survivants trouvent dans ces individus qui viennent de mourir et leurs glandes génitales sont appelées à en bénéficier.

La stérilité des six premières générations n'a pas d'autre cause que leur pauvreté en éléments nutritifs. Et comme la quantité de ceux-ci varie aussi avec les ascidiodèmes, selon le plus ou moins grand nombre d'ascidiozoïdes atrophiés dans le jeune âge, il en résulte que la première génération qui pond des larves est plus ou moins âgée ; c'est pourquoi l'observation directe des colonies ne m'a pas permis de formuler de règle précise à ce sujet : *la sixième génération s'est toujours montrée stérile chez tous les jeunes ascidiodèmes que j'ai étudiés ; les premières larves apparaissent dans l'une des premières générations qui suivent.*

Toutes les observations qui précèdent sur l'évolution des glandes génitales chez les colonies en formation, ne me permettent pas d'accepter certains faits qui ont été avancés par Krohn (50). Ce naturaliste croit que c'est la quatrième génération de blastozoïdes, les quatre qui se mettent en croix, qui pond des larves la première ; c'est que ne connaissant pas les phénomènes de migration des ovules, il aura pensé que ceux qu'il a observés à un moment donné dans la quatrième génération devaient y être fécondés, alors qu'en réalité ces ovules ne sont même pas encore fécondés dans la sixième.

Il n'est pas exact de dire non plus comme Krohn que toutes les générations qui précèdent la quatrième sont *asexuées*. Ce qui est vrai, c'est que *tous les ascidiozoïdes*, à quelque génération qu'ils appartiennent, *même très souvent l'oozoïde*, possèdent chacun deux petites masses sexuelles qu'ils abandonnent de bonne heure pour les léguer à la génération suivante, et que les ovules les plus anciens finissent par atteindre leur complet développement chez une des générations qui suivent, quand les conditions nutritives de l'ascidiodème le permettent.

Un autre fait qui ressort de l'étude que j'ai faite des glandes génitales chez les premières générations, à propos de la

formation des colonies, c'est que la bande mésodermique de chaque bourgeon produit un certain nombre de cellules qui vont s'ajouter aux deux masses sexuelles qu'il a reçues du parent, tandis que les cellules les plus âgées de ces dernières se montrent de plus en plus nettement différenciées en ovules.

Chaque blastozoïde n'est donc pas uniquement le détenteur des cellules sexuelles du parent, mais il en produit aussi de son côté ; son caractère de forme sexuée est net.

Ganin (18), au contraire de Krohn, a dû observer les petits ovules des premières générations, puisqu'il a écrit que l'oozoïde seul était dépourvu d'organes génitaux. Mais il n'a pas suivi le développement de ces ovules; il ne s'est pas assuré qu'ils n'arrivaient pas à maturité chez les ascidizoïdes qui les avaient produits, parce qu'il n'avait pas connaissance des phénomènes de migration que je viens d'exposer, ce qui lui a fait dire à tort *que la larve était seule à ne pas se reproduire simultanément par bourgeons et par œufs.*

Mais n'y a-t-il que les jeunes cellules ovariennes qui émigrent d'une génération dans une autre, ou sont-elles accompagnées des cellules de la glande mâle future? Je fais remarquer que j'emploie l'expression de *masse cellulaire sexuelle* pour désigner l'ensemble des cellules qui émigrent d'un blastozoïde dans les deux suivants : dans leur migration, les cellules nettement différenciées en ovules sont en effet accompagnées d'autres de taille beaucoup plus faible, encore indifférenciées, et dont il est impossible de distinguer le sens de l'évolution future; il n'est pas invraisemblable de croire que certaines d'entre elles évolueront en cellules spermatiques, puisque chez les ascidiodèmes âgés les jeunes cellules mâles ne se distinguent pas à l'origine des jeunes cellules ovariennes.

Toutefois, nous verrons (p. 317 et 329) que chez les colonies âgées, les cellules spermatiques subissent vraisemblable ment tout leur développement chez l'ascidiozoïde où elles ont pris naissance, sans subir de migration.

§ 2. — **Migration des éléments sexuels chez les colonies âgées.**

La migration des éléments sexuels chez les colonies âgées est encore plus facile à observer que chez les premières générations, en raison de la taille relativement considérable des ovules qui passent d'un blastozoïde chez ses bourgeons. Je l'ai observée chez de nombreuses colonies de divers Botrylles, *B. violaceus* et diverses variétés de cette espèce, *B. smaragdus*, *B. Schlosseri* et chez les colonies de *Botrylloïdes rubrum* et de *B. prostratum*.

La figure 61, Pl. V, représente la coupe longitudinale d'un jeune bourgeon de *B. rubrum*, qui montre les ovules passant du parent chez le bourgeon; quelques-uns se montrent encore dans la cavité sous-ectodermique du blastozoïde progéniteur, d'autres dans le pédicule ectodermique *Pd* qui relie le jeune au parent.

C'est une coupe à peu près semblable que Della Valle (10) a donnée dans ses recherches sur les Botryllidés. Mais le savant ascidiologue italien s'est contenté de constater ce passage des ovules d'une génération dans la suivante et n'a pas étudié ce phénomène de migration dans toute sa généralité.

Chez les colonies adultes, comme chez les jeunes, les ovules appartiennent successivement à plusieurs ascidiozoïdes issus les uns des autres et non pas seulement *à deux*, comme le laisse croire l'observation de Della Valle. En d'autres termes, les ovules qui ont pris naissance chez un ascidiozoïde déterminé, n'atteignent pas leur développement chez les bourgeons issus de cet ascidiozoïde, *mais bien chez la troisième ou quatrième génération engendrée par ce dernier*. Les observations suivantes permettent d'établir ce fait avec évidence :

Dans l'étude du développement de la glande hermaphrodite des Botrylles, j'ai montré que la masse ovarienne, chez un jeune bourgeon appartenant à une colonie âgée comprend :

1° Deux ou trois ovules volumineux accompagnés d'un

certain nombre d'autres de taille moyenne et d'autres beaucoup plus petits, ces derniers cependant nettement différenciés en ovules;

2° D'un grand nombre de petites cellules produites par le bourgeon même et qui se différencient les unes en ovules, les autres en follicules.

Nous pouvons donc faire quatre parts de la masse ovarienne : les gros ovules, les moyens, les petits et les cellules non encore différenciées.

Or, l'observation montre que dans un ascidiozoïde *les deux ou trois œufs les plus volumineux seuls* sont fécondés dans chaque ovaire, et que tout le reste de la masse ovarienne émigre dans la première génération suivante de l'ascidiodème.

Chez *cette première génération*, ce seront *deux ou trois des ovules moyens* de la masse primitive qui atteindront leur complet développement et seront fécondés, le reste passant dans la génération suivante.

Chez *cette deuxième génération*, il n'y aura encore de fécondés que les *deux ou trois ovules qui à ce moment sont les plus volumineux* et qui faisaient partie des petits ou même des moyens chez l'ascidiozoïde de la troisième génération précédente, que nous avons pris comme point de départ.

Enfin, les petites cellules qui constituent la quatrième partie de l'ovaire et dont la différenciation et la taille augmentent peu à peu, ne seront par conséquent complètement développées, *au plus tôt*, que chez les ascidiozoïdes *de troisième génération* dérivés de celui qui a produit ces petites cellules ovariennes. *Elles auront donc appartenu successivement au moins à quatre générations successives*, peut-être même à un plus grand nombre, car il n'est pas possible de suivre exactement un même ovule dans toutes ses migrations.

Ce n'est qu'un minimum que j'établis ici : des quatre parties bien distinctes qui constituent toute jeune masse ovarienne, si on admet que tous les ovules *moyens* sont fécondés dans la *première génération* suivante, et tous les *petits* dans la *deuxième*, ce seront les cellules ovariennes qui

ont pris naissance dans le jeune bourgeon qui arriveront à maturité dans la *troisième génération* suivante, et elles auront appartenu par conséquent à quatre ascidiozoïdes successifs issus l'un de l'autre.

Ce minimum est bien dépassé chez les ascidiodèmes des jeunes colonies en formation, où, comme nous l'avons vu, les jeunes ovules qui apparaissent chez l'oozoïde ne sont généralement fécondés que chez la septième ou huitième génération suivantes. Chez les ascidiodèmes âgés, au contraire, où les éléments nutritifs font moins défaut, le nombre des migrations d'un œuf est évidemment moindre.

Mais chez ces derniers aussi, une plus ou moins grande quantité de réserves nutritives et l'atrophie de quelques bourgeons, qui amène la répartition de leurs éléments entre un plus petit nombre d'ascidiozoïdes, sont autant de causes qui amènent des variations dans la rapidité de l'évolution des ovules.

Mais dans les conditions normales, l'observation montre nettement que les ovules nécessitent au moins l'existence de trois ou quatre générations pour accomplir toute leur évolution.

En est-il de même des cellules de la glande mâle? On sait qu'en général celles-ci évoluent plus rapidement que les ovules. De toutes les petites cellules sexuelles qui prennent naissance chez un bourgeon, tel que celui que représentent les figures des pl. I à III, nous avons vu qu'au début il n'est pas possible d'établir une différence entre celles qui évolueront en ovules et celles qui évalueront en spermatoblastes. Mais dans la suite, ces dernières s'agglomèrent, se séparent de la masse ovarienne et se différencient en cellules spermatiques. Or, ces follicules sont-ils constitués uniquement par des cellules détachées de la bande mésodermique du bourgeon ou bien renferment-ils aussi de ces cellules qui ont émigré du parent et qui, chez celui-ci, constituaient la petite masse sexuelle indifférenciée?

Sans doute, par le pédicule ectodermique (*Pd*, fig. 61) on

observe de ces petites cellules qui passent dans le bourgeon; certaines paraissent aller se joindre à la masse cellulaire sexuelle, mais il est impossible de dire si elles s'ajoutent seulement à la masse ovarienne ou à la masse sexuelle totale, tellement ces petites cellules migratrices ressemblent aux petites cellules sexuelles encore indifférenciées.

D'autre part l'observation directe m'a montré que la masse principale des follicules spermatiques, sinon la totalité, prend naissance dans le bourgeon même où les spermatozoïdes arrivent à maturité; l'évolution de ces éléments est donc plus rapide que celles des ovules et c'est précisément ce qui explique que la première génération qui, dans une jeune colonie, mûrit ses organes génitaux ne présente absolument *que des spermatozoïdes* et non pas de larves.

La migration des éléments sexuels d'un ascidiozoïde commence à se produire généralement quand les bourgeons qu'il a engendrés présentent seulement les premières traces des sillons latéraux qui vont diviser la vésicule endodermique primitive en trois.

Comme les bourgeons prennent naissance de chaque côté de la chambre branchiale, non loin par conséquent de la glande hermaphrodite, il semble que les éléments de celle-ci qui émigrent n'aient guère qu'à s'engager directementdans le pédicule ectodermique qui relie le bourgeon au parent.

J'ai observé plusieurs cas où il en est ainsi. Mais très souvent, les éléments qui émigrent ne suivent pas le chemin le plus direct. *On les trouve dispersés dans les diverses lacunes sanguines du corps*, parfois sous l'ectoderme du côté de l'ouverture branchiale, d'autres fois tout à fait à la partie postérieure du corps, dans les lacunes sous-intestinales, au contact de l'estomac ou de l'intestin. Chaque ovule est accompagné des cellules folliculaires qu'il pouvait avoir prises avant son départ.

L'action des courants sanguins dans cette migration des éléments sexuels, *est ainsi de toute évidence.* Je m'explique ces changements de la façon suivante :

On sait, et Della Valle l'a montré le premier, que les grands courants sanguins sont situés à la face dorsale antérieure, le long de l'endostyle et à la face inférieure, sous le tube digestif.

Les glandes génitales, situées sous l'ectoderme, de chaque côté du sac branchial, sont donc en dehors des grands courants et là où on peut dire que la vitesse du sang est minimum. Des trois générations qui sont représentées simultanément dans tout ascidiodème, considérons la seconde, au moment où elle possède encore sa glande hermaphrodite complète; le courant sanguin qui baigne celle-ci a une vitesse assez faible, puisqu'il reçoit son impulsion des ascidiozoïdes adultes.

Mais à mesure que le bourgeon se développe, la quantité de sang qu'il reçoit augmente nécessairement et la force du courant est assez forte à un moment donné pour entraîner la masse sexuelle, dont les éléments sont simplement agglomérés, sans interposition de tissu conjonctif qui les soude tous ensemble ou aux parois du corps; *seuls ne seront pas entraînés les deux ou trois ovules les plus volumineux et la masse spermatique*, parce qu'ils sont retenus, les premiers par leur oviducte, les seconds par leur canal déférent, qui sont déjà très développés et fixés à la paroi péribranchiale maternelle.

Et comme le courant sanguin sous-ectodermique qui circule dans la région antérieure envoie au moins un dérivatif dans chacun des jeunes bourgeons de troisième génération situés de chaque côté du sac branchial (fig. de la page 310), les cellules sexuelles entraînées par le courant sont ainsi amenées dans ces bourgeons; ceux-ci constituent à ce moment de véritables culs-de-sac profonds de la cavité sous-ectodermique du parent, dans lesquels la vitesse du courant sanguin est plus faible que partout ailleurs : c'est pourquoi les éléments sexuels qui y sont amenés s'y arrêtent et s'y agglomèrent; et il est à remarquer qu'ils se concentrent précisément de chaque côté de la vésicule branchiale,

là où le courant sanguin est à son mininum. On conçoit dès lors que les éléments sexuels, ainsi entraînés par le courant sanguin, puissent ne pas toujours se rendre directement dans les bourgeons, mais circulent plus ou moins longtemps dans les autres lacunes du corps du parent avant d'être amenés chez ces derniers et que parfois les éléments migrateurs d'une glande ne se rendent pas seulement chez le jeune bourgeon qui s'est développé du même côté, à son voisinage, mais se répartissent entre les deux bourgeons engendrés par l'individu auquel appartient cette glande.

Il est si vrai que c'est aux courants sanguins qu'il faut attribuer le déplacement des cellules sexuelles, que j'ai rencontré plusieurs fois *de jeunes ovules qui avaient été entraînés dans les tubes vasculaires coloniaux*; telle est vraisemblablement l'origine de la petite masse ovarienne qu'Herdmann (28) a observée dans ces mêmes tubes chez des Botrylloïdes à cormus épais (*Sarcobotrylloïdes*) ce qui lui a fait dire, à tort d'ailleurs (p. 229) que les tubes ectodermiques pouvaient engendrer des bourgeons.

La présence de ces ovules dans les tubes vasculaires révèle une autre particularité bien curieuse de l'histoire des organes génitaux des Botryllidés : C'est que ces ovules, après avoir erré plus ou moins longtemps dans les tubes, finissent par s'arrêter chez de jeunes ascidiozoïdes quelconques du cormus qui n'ont pas été engendrés par le blastozoïde auquel ces ovules appartenaient antérieurement ; de sorte que dans ce cas, tous les ovules d'un ascidiozoïde ne sont pas légués aux deux bourgeons qu'a engendrés celui-ci, mais à des bourgeons d'un ascidiodème quelconque. On conçoit combien une telle répartition des ovules vient encore accentuer le caractère colonial des Botryllidés.

Résumé des migrations des éléments sexuels.

1° Les ascidiozoïdes des premières générations d'une jeune colonie, y compris généralement l'oozoïde, sont pourvus chacun de deux petites glandes sexuelles, dans lesquelles de jeunes ovules se montrent nettement différenciés.

Je ne partage pas l'opinion de Krohn qui dit que les organes génitaux ne font leur apparition que chez la quatrième génération de blastozoïdes, ni celle de Ganin qui veut que l'oozoïde seul soit dépourvu de glandes génitales.

2° Ces glandes sexuelles ne parviennent à leur complet développement dans aucune de ces premières générations : chaque blastozoïde confie ses deux masses cellulaires sexuelles aux jeunes bourgeons qu'il engendre.

Ceux-ci la transmettent plus tard à ceux qu'ils engendrent à leur tour et ainsi de suite.

Toutes les premières générations restent donc *neutres* après avoir été primitivement *sexuées;* elles se reproduisent uniquement par *bourgeons*.

Là encore je ne puis pas partager l'opinion de Ganin qui dit que toutes les générations issues de la larve se reproduisent à la fois par larves et par bourgeons.

3° Chaque blastozoïde n'est pas seulement le dépositaire des cellules sexuelles qu'il a reçues du parent.

Il en produit lui-même de nouvelles qui s'ajoutent à celles qui ont émigré chez lui, aux dépens d'une bande mésodermique médio-dorsale. La taille des ovules augmente peu à peu.

4° La blastogénèse active de l'oozoïde et des premiers blastozoïdes, et la formation de la tunique commune absorbent la plus grande partie des éléments nutritifs du jeune cormus et s'opposent au complet développement des glandes génitales chez les premières générations.

5° Ce n'est qu'à la septième ou huitième génération en général que les premiers ovules sont fécondés : les variations sont dues uniquement aux conditions particulières dans lesquelles se trouve le jeune ascidiodème au point de vue de la nutrition.

6° La migration des éléments sexuels a lieu chez les colonies âgées comme chez les jeunes.

Les jeunes ovules appartiennent au moins, successivement

à trois ou quatre ascidiozoïdes issus les uns des autres, avant d'avoir atteint leur complet développement.

L'évolution des cellules mâles est plus rapide que celle des ovules : je pense qu'elles subissent toute leur évolution chez l'ascidiozoïde même qui leur a donné naissance.

7° Le passage des éléments sexuels d'un blastozoïde chez un autre est un phénomène purement mécanique dû aux courants sanguins. C'est ainsi que quelques ovules d'un blastozoïde, au lieu d'émigrer directement chez les bourgeons engendrés par celui-ci, sont entraînés parfois dans les tubes vasculaires coloniaux et finissent par se fixer chez de jeunes blastozoïdes quelconques de la colonie.

§ 3. — Comparaison avec les Salpes et les Pyrosomes.

Les migrations des œufs chez les Botryllidés rappellent les phénomènes du même ordre que Broocks a signalés chez les Salpes. Ce naturaliste a montré que quand le cordon ovarien de la Salpe solitaire se segmente pour former la chaîne des Salpes, chaque segment correspond exactement à l'un des œufs du cordon, de sorte que ces œufs se répartissent un par un dans chacun des nouveaux individus ; par suite l'œuf que possède chacune des Salpes qui composent la chaîne n'a pas été engendré chez celle-ci ; il provient en réalité de l'oozoïde fondateur de la colonie.

Or ce sont des phénomènes tout à fait identiques qui ont lieu chez les Botryllidés où, ainsi que nous l'avons vu (p. 315), les œufs subissent plusieurs migrations successives avant d'atteindre leur maturité. Chez les deux groupes, *l'œuf fécondé chez un blastozoïde quelconque a été engendré par un individu appartenant à l'une des générations précédentes.*

D'autre part, de même que chaque ascidiozoïde de la chaîne des Salpes a sa glande mâle qui lui appartient en propre, qui a pris naissance chez cet ascidiozoïde même et qui fécondera l'œuf que ce dernier a en dépôt, de même chaque ascidiozoïde de Botrylles a sa glande mâle qui lui appar-

tient également en propre et qui féconde les deux ou trois œufs qui l'avoisinent (v. pag. 330).

Toutefois, en ce qui concerne la reproduction, l'identité entre les Salpes et les Botrylles est loin d'être aussi complète qu'elle le paraît au premier abord.

En effet les blastozoïdes engendrés par la larve des Salpes et chez lesquels émigrent les œufs de celle-ci ont pour rôle unique d'assurer le développement de ces derniers; ils pondent des larves, *mais ne jouissent pas de la même faculté blastogénétique que l'oozoïde qui les a engendrés;* les larves qu'ils pondent paraissent épuiser, pour se développer, tous les matériaux nutritifs qu'ils renferment.

Chez les Botryllidés, la forme issue de l'œuf renferme aussi généralement, comme nous l'avons vu (p. 177), des cellules sexuelles qui émigrent dans l'unique bourgeon qu'elle a formé; mais ce dernier, contrairement à ce qui se passe chez les Salpes, possède aussi le pouvoir d'engendrer de nouveaux bourgeons; il en produit généralement deux autres, chacun de ceux-ci encore deux autres et ainsi de suite: la faculté blastogénétique n'est donc pas l'apanage seulement de la larve, comme chez les Salpes; elle appartient également à tous les blastozoïdes de quelque génération que ce soit.

D'autre part, chez les Salpes, les segments qui engendrent les nouveaux bourgeons se produisent sur le stolon ovarien même, isolant chacun un œuf qui n'a pour ainsi dire aucun chemin à parcourir pour changer de génération; chez les Botryllidés, on sait que les phénomènes de migration sont beaucoup plus accusés, puisque les jeunes ovules qui prennent naissance chez un bourgeon donné, appartiennent successivement à trois ou quatre générations avant d'atteindre leur maturité, et que pour passer d'un individu dans un autre ils sont souvent entraînés par les courants sanguins à travers les différentes lacunes du corps.

Mais toutefois, on ne peut s'empêcher de reconnaître que les différences que présentent les deux groupes, au point de vue de la reproduction, ne sont que d'ordre tout à fait se-

condaire; elles proviennent, comme on s'en rend compte facilement, de ce que chez les Salpes *la faculté blastogénétique s'arrête à la larve*, tandis que chez les Botryllidés *cette faculté s'étend à chacun des membres de tout ascidiodème*, quelle que soit la génération à laquelle il appartienne ; c'est cette faculté seule, qui en persistant plus ou moins longtemps imprime à chacun des deux groupes les caractères particuliers de l'évolution de ses colonies.

Enfin je ferai remarquer qu'il ne serait pas plus exact de parler de *générations alternantes* chez les Botrylles, parce que les premières générations ne mûrissent pas leurs éléments sexuels, qu'il n'est exact d'en parler chez les Salpes, chez lesquelles l'œuf de chaque bourgeon provient en réalité de l'oozoïde (Broocks).

Les Botryllidés ont avec les Pyrosomes des relations peut-être plus étroites encore qu'avec les Salpes. Chaque ascidiozoïde, chez les Pyrosomes, jouit à la fois de la reproduction sexuée et de la reproduction agame ; *la blastogénèse y est continue* comme chez les Botryllidés.

L'œuf qui est fécondé chez un ascidiozoïde quelconque de Pyrosome provient également d'une des générations précédentes, qui n'a fait que le léguer à l'individu chez lequel il est fécondé.

De même que chez les Botryllidés, la reproduction sexuelle ne s'observe pas chez les blastozoïdes des jeunes colonies (Kowalevsky); les éléments nutritifs sont absorbés en grande partie pour la blastogénèse, toujours très active dans le jeune âge et ce n'est que plus tard que les individus se reproduisent à la fois par œufs et par bourgeons.

Enfin, chez les jeunes colonies de Pyrosomes, on sait que *les éléments reproducteurs mâles seuls arrivent à maturité au début;* et j'ai montré (p. 326) que les premières générations qui mûrissent leurs éléments sexuels chez les Botryllidés *sont aussi seulement mâles.*

Les phénomènes essentiels de la reproduction chez les Pyrosomes et les Botryllidés présentent donc l'identité la plus

complète. Ils ne diffèrent qu'en ce que l'oozoïde du Pyrosome, au moment de l'éclosion, a déjà engendré quatre autres ascidiozoïdes qui l'ont à peu près complètement résorbé pour se développer, tandis que l'oozoïde des Botryllidés ne présente encore à l'éclosion qu'un seul blastozoïde rudimentaire avec lequel il continue à vivre. Au fond, les deux groupes ne diffèrent essentiellement, en ce qui concerne les phénomènes reproducteurs, *que par la rapidité plus ou moins grande de la blastogénèse*. Cette faculté de reproduction au moyen de bourgeons et son intensité sont d'ailleurs indépendantes du genre de vie de l'individu, puisque les blastozoïdes des Salpes, *pélagiques*, ne bourgeonnent pas, tandis que la blastogénèse est continue chez les Pyrosomes, *également pélagiques*, de même qu'elle l'est chez les Botryllidés, *qui vivent fixés*.

Les phénomènes reproducteurs sont encore trop incomplètement connus chez les autres Ascidies composées, Amarouques, Circinalium, Didemnum, etc, pour que j'essaie d'établir une comparaison avec ceux des Botryllidés; sur les relations qui existent entre la reproduction ovarienne et la reproduction blastogénétique chez ces espèces, nous savons seulement que ces deux modes de reproduction existent simultanément chez les colonies âgées; mais les larves sont-elles sexuées? Les premiers blastozoïdes qui mûrissent leurs éléments sexuels sont-ils seulement mâles, comme chez les Botrylles et les Pyrosomes? Comment s'opère la fécondation? La segmentation du pédoncule des Amarouques se fait-elle avant ou après la reproduction larvaire? etc., etc. Ce sont autant de questions qui sont encore à résoudre.

CHAPITRE XIII

FÉCONDATION.

§ 1. — La première génération qui mûrit ses organes génitaux est seulement mâle.

Une autre particularité remarquable que présente la glande hermaphrodite des Botryllidés, c'est que des deux parties qui la constituent, l'une arrive à son complet développement avant l'autre : les follicules testiculaires sont mûrs avant les ovules.

Ce sont en particulier de jeunes colonies de *B. aurolineatus* recueillies en juin, qui m'ont permis d'établir ce point spécial de l'histoire des glandes génitales de ces animaux.

Celle de ces colonies que je vais décrire ici comprenait :

1° Une génération adulte complètement *dépourvue d'organes génitaux* au moment où elle a été recueillie et fixée. Il est facile d'établir d'ailleurs que cette génération n'a jamais pondu de larves et n'a jamais eu de follicules testiculaires qui soient arrivés à maturité.

D'abord, les *Botryllus aurolineatus* ne pondent pas encore à la fin de mai dans la baie de Saint-Vaast, et en admettant que la sortie des larves se soit déjà opérée, elle serait récente et on trouverait au moins encore *quelques traces des follicules testiculaires* qui, eux, ne sont jamais complètement vidés au moment de la sortie des larves.

Mais à ces premières indications s'en ajoute une autre beaucoup plus précise. Nous avons vu (p. 295) que les larves, pour tomber dans la cavité cloacale, déchirent de bonne heure la membrane péribranchiale après l'avoir fortement repoussée en dedans et qu'elles abandonnent leur follicule externe; les restes de ce dernier s'observent très bien sur les coupes après le départ des larves. Or, de ces restes, *il n'y en a point chez les ascidiozoïdes en question;* la membrane pé-

ribranchiale se montre entière sur toute son étendue, sans avoir été ni déchirée ni refoulée à l'intérieur; elle se présente absolument comme chez les blastozoïdes de première génération chez lesquels les larves ne se développent jamais. *Cette absence de follicules spermatiques et de restes de la membrane larvaire externe* suffit pour permettre de conclure que cette génération n'a jamais produit de larves et *qu'elle est une des premières de la colonie.*

D'autre part, en se basant sur l'état du système vasculaire pour déterminer le nombre de générations qui se sont succédé jusqu'à présent dans le cormus (voir p. 246), on trouve que la génération adulte dont nous nous occupons ici doit être la *cinquième génération* depuis la fondation de la colonie ; cette conclusion se trouve confirmée par le nombre d'ascidiozoïdes adultes qu'elle renferme; ce nombre est de sept et il devrait être normalement de huit, ce qui prouve qu'il y a eu atrophie d'un bourgeon de cette génération.

2° La deuxième génération de chaque ascidiodème, c'est-à-dire la *sixième depuis la fondation du cormus*, est constituée par des blastozoïdes dont la taille est déjà considérable, bien qu'inférieure cependant à celle des adultes; mais ni leur cloaque ni leur branchie ne s'ouvrent à l'extérieur, une mince couche de tunique commune recouvre les deux siphons. De chaque côté du sac branchial, se trouve *seulement une glande mâle*, composée de follicules volumineux, renfermant des spermatozoïdes qui touchent au terme de leur évolution, surtout dans la partie centrale des follicules. Il ne fait pas de doute que ces follicules allaient atteindre leur maturité sous peu, et que cette maturité allait coïncider précisément avec l'ouverture des deux siphons à l'extérieur.

L'étude comparée de cette sixième génération avec la cinquième montre par conséquent : 1° qu'elle est la première chez qui les organes génitaux atteignent leur maturité, au moins dans le cormus que nous décrivons ici; 2° que cette

sixième génération ne mûrit *que ses glandes mâles*, ce qui est parfaitement conforme d'ailleurs à nos connaissances générales sur la précocité de la maturité des glandes mâles relativement aux glandes femelles.

D'autre part, il ne faut pas perdre de vue que ces follicules spermatiques qui acquièrent leur complet développement dans la sixième génération *étaient accompagnés de jeunes ovules dans le jeune âge*, puisque les glandes génitales des jeunes bourgeons sont toujours primitivement hermaphrodites.

Que sont devenus ces jeunes ovules? Nous avons vu la réponse à cette question dans l'étude des migrations successives des éléments sexuels (p. 315) où j'ai montré que les jeunes ovules d'une génération quelconque émigrent à un moment donné dans la génération suivante.

En effet, dans le cas du cormus qui nous occupe spécialement ici, la septième génération, ou si l'on veut la plus jeune des trois qui existent en ce moment dans le cormus, est constituée par de jeunes blastozoïdes dont le sac branchial porte déjà les épaississements qui annoncent l'apparition des premières fentes branchiales; la vésicule médiane s'est allongée pour constituer l'intestin, et la membrane péribranchiale externe porte déjà, à droite et à gauche, l'épaississement par lequel débute chaque bourgeon de la génération suivante. Mais ce qui doit surtout appeler notre attention chez ces blastozoïdes, c'est que chaque ovaire ne comprend que des ovules très jeunes, chez quelques-uns desquels les premières cellules folliculaires font seulement leur apparition.

Les cellules mâles de leur côté commencent à se disposer en follicules creux à leur centre.

En résumé cette jeune colonie comprend :

1° Des ascidiozoïdes adultes (cinquième génération depuis la fondation de la colonie) pourvus d'organes génitaux dans le jeune âge *et actuellement neutres*, leurs éléments sexuels ayant émigré chez les générations suivantes ;

2° Des ascidiozoïdes presque de la taille de l'adulte (sixième génération de la colonie) non encore ouverts à l'extérieur et présentant *chacun deux glandes mâles*, dont les spermatozoïdes sont près du terme de leur évolution ;

3° Des jeunes ascidiozoïdes de septième génération *hermaphrodites*.

Or, comme j'ai établi tout à l'heure que la cinquième génération n'avait eu ni larves ni spermatozoïdes, deux conséquences sont à tirer de l'état des glandes sexuelles de cette jeune colonie :

1° *Les spermatoblastes achèvent leur évolution plus tôt que les ovules ;*

2° *La première génération qui, chez une jeune colonie, mûrit ses organes génitaux, ne produit que des spermatozoïdes ;* cette génération a été *hermaphrodite* à l'origine comme toutes les autres ; mais de sa glande primitive elle n'a gardé que les follicules spermatiques, le reste a émigré chez la génération suivante.

Enfin, il n'est pas sans intérêt de se demander, à propos de cette colonie dont la sixième génération mûrit seulement ses follicules spermatiques, quelle sera la génération qui sera fécondée par les spermatozoïdes de ces follicules.

On sait que pour Krohn (49) *les spermatozoïdes d'une génération fécondent les œufs de la génération suivante.*

Or, dans le cas présent, les spermatozoïdes de la sixième génération appartenant à des ascidiozoïdes exclusivement mâles ne peuvent féconder des œufs de cette sixième génération ; d'autre part, il n'est pas douteux que ces spermatozoïdes de la sixième génération seront mûrs bien avant les ovules de la septième génération, puisque nous avons vu que ceux-ci sont encore extrêmement jeunes et ne sont encore entourés que de quelques cellules folliculaires, tandis que les spermatozoïdes ont à peu près terminé leur évolution.

Il n'est donc pas possible d'admettre, dans le cas de la colonie qui nous occupe ici, que la fécondation des ovules de la septième génération soit opérée par les spermatozoïdes

de la sixième : c'est une première exception à la loi posée par Krohn. Toutefois, cette conclusion ne s'applique pour le moment qu'à la première génération dont les organes génitaux arrivent à maturité, génération qui, après avoir été primitivement *hermaphrodite*, est *restée seulement mâle.*

Mais j'établis un peu plus loin (§ 2) qu'en ce qui concerne la fécondation chez les colonies âgées, la loi de Krohn n'est pas non plus exacte : chez celles-ci, pas plus que chez la première génération mâle, les spermatozoïdes d'un ascidiozoïde ne fécondent les ovules de la génération suivante; ils fécondent les ovules qui les accompagnent et qui proviennent d'une des générations précédentes.

§ 2. — Fécondation chez les colonies âgées.

Le cas de la première génération qui mûrit seulement ses glandes mâles n'est en somme qu'un cas tout à fait particulier; chacune des générations qu'on observe chez les colonies plus âgées *donne à la fois des larves et des spermatozoïdes* et c'est à ces ascidiozoïdes hermaphrodites à l'état adulte qu'il faut s'adresser pour déterminer le rôle des spermatozoïdes de chaque génération et voir s'il y a réellement auto-fécondation. Le plus sûr moyen de résoudre la question avec certitude, *c'est de voir quel est l'état des glandes mâles de chaque génération* au moment précis où la vésicule germinative des œufs qui accompagnent ces glandes, subit les premières transformations qui précèdent la fécondation.

Considérons une colonie de *B. smaragdus*, de *B. aurolineatus* ou de *Botrylloïdes rubrum* recueillie à la fin de la belle saison et dont les larves sont sorties du cloaque ou sur le point d'en sortir.

Des trois générations qui sont représentées dans le cormus, la première, la plus âgée comprend les ascidiozoïdes adultes *qui ont pondu ou vont pondre;* ils portent en outre chacun *deux glandes mâles volumineuses*, qui laissent encore échapper à ce moment de nombreux spermatozoïdes,

qui s'écoulent dans le cloaque par le court canal déférent.

Ces spermatozoïdes ont-ils fécondé les œufs qui les accompagnaient et qui maintenant sont des larves avancées, ou bien vont-ils féconder les œufs de la génération suivante? C'est un premier point que nous avons à examiner.

La deuxième génération du cormus renferme des ascidiozoïdes dont la taille est déjà considérable et dont chaque glande hermaphrodite comprend :

1° Deux ou trois ovules volumineux, les autres plus petits qui les accompagnaient primitivement ayant émigré dans la génération suivante. Dans chacun de ces ovules, la vésicule germinative s'est rapprochée de la périphérie de l'œuf, elle a perdu ses contours réguliers et envoie déjà quelques filaments rayonnant dans l'intérieur du vitellus : les œufs sont donc au stade qui précède la maturité complète.

2° Ces œufs sont accompagnés de follicules spermatiques qui n'ont pas encore atteint non plus leur complet développement, les petites cellules spermatiques laissent encore reconnaître leurs contours.

Il est inutile de s'occuper de la troisième génération du cormus, dont les glandes hermaphrodites ne sont encore que très faiblement développées.

Étant donné l'état des organes génitaux des deux premières générations, déterminons en premier lieu *si les spermatozoïdes de la première génération (adultes) peuvent féconder les œufs de la seconde.*

Les spermatozoïdes que laissent échapper en ce moment les ascidiozoïdes de la génération adulte passent par le court canal déférent pour tomber d'abord dans la cavité péribranchiale, puis dans la cavité cloacale et de là ils sont expulsés au dehors : *c'est la seule voie qu'ils aient à suivre.* Or à ce moment, comme c'est le cas normal, les ascidiozoïdes de deuxième génération du cormus sont profondément enfouis dans la tunique commune, ils ne communiquent pas avec le dehors *et ne reçoivent par conséquent rien de l'extérieur ;* c'est, comme nous l'avons vu, par leurs tubes vasculaires et par le

pédicule ectodermique qui les relie au parent, qu'ils reçoivent leur nourriture de celui-ci. Il en résulte donc que les spermatozoïdes qui s'échappent de la première génération (adulte) par la cavité cloacale *ne peuvent être entraînés par l'eau chez les ascidiozoïdes de la génération suivante*, qui sont sans aucune communication avec l'extérieur. D'autre part, l'organisation des ascidiozoïdes nous a montré que les tubes vasculaires qui les mettent en relation les uns avec les autres *ne s'ouvrent ni dans cavité péribranchiale ni dans la cavité cloacale;* les spermatozoïdes ne peuvent donc pas non plus *s'engager dans ces tubes et être entraînés d'une génération dans une autre* par leur intermédiaire.

Enfin nous avons vu à propos de l'évolution des diverses générations d'un cormus (p. 217), que quand la deuxième génération d'un ascidiodème s'ouvre à son tour à l'extérieur, c'est-à-dire acquiert l'état adulte, la génération précédente a terminé son évolution et est entrée en dégénérescence; — au moment où un ascidiozoïde pourrait recevoir des spermatozoïdes de l'extérieur, les follicules spermatiques de la génération précédente sont donc vidés et cette génération en dégénérescence.

Pour toutes ces raisons, les spermatozoïdes d'une génération ne peuvent donc pas pénétrer dans la suivante.

Rappelons en passant que lorsque nous avons établi que la première génération d'une jeune colonie qui mûrit ses organes génitaux est seulement mâle, *nous avons démontré de même que ses spermatozoïdes ne peuvent aller féconder les ovules de la génération suivante* (p. 329).

Ces résultats identiques fournis par des colonies à différents âges et dans des conditions différentes, gagnent par suite en certitude et m'empêchent de partager les vues de Krohn qui veut *que chaque génération féconde la suivante.*

Krohn n'a tiré sa conclusion que d'une seule observation : Il a vu des spermatozoïdes sortir du canal déférent alors que les larves étaient déjà formées. Mais on conviendra que cette conclusion manque de rigueur : si les larves existent déjà

quand les follicules se vident, *ce qui est vrai*, quel est l'état de l'œuf au moment de la sortie des premiers spermatozoïdes? Est-il fécondé avant l'apparition de ceux-ci? ce sont là autant de questions que Krohn eût dû chercher à résoudre avant de conclure comme il l'a fait.

En second lieu, j'ai recherché si les spermatozoïdes d'une génération donnée, puisqu'ils ne fécondent pas les ovules de la génération suivante, ne féconderaient pas au contraire ceux de la génération précédente.

La question est facile à résoudre; il suffit de se reporter à l'état des trois générations successives qui constituent chaque ascidiodème de *B. aurolineatus*, *B. smaragdus* ou de *B. rubrum* que nous considérions tout à l'heure :

1° Au moment de la sortie des spermatozoïdes de la génération adulte, la génération précédente est en dégénérescence, ainsi que nous l'avons vu dans l'étude de l'évolution des divers ascidiozoïdes d'un même cormus (p. 213);

2° Quand la deuxième génération de l'ascidiodème aura atteint l'état adulte à son tour et que ses follicules spermatiques seront mûrs, la première génération précédente aura terminé son évolution (voir p. 214).

D'où il résulte que les spermatozoïdes d'une génération donnée sont *dans l'impossibilité de féconder les ovules qui se trouvent dans la génération précédente.*

L'observation directe montre donc, en résumé, que les spermatozoïdes d'une génération ne fécondent ni les ovules qui se trouvent dans la génération précédente, ni ceux que porte la génération suivante, et on arrive ainsi à conclure, *par exclusion, que les spermatozoïdes d'un ascidiozoïde quelconque fécondent les œufs qui se trouvent chez ce même ascidiozoïde.*

L'observation directe au moyen des coupes montre, en effet, que lorsque les deux ou trois ovules de chaque ovaire sont mûrs, — ce que l'on reconnaît à l'état de la vésicule germinative, — les follicules testiculaires qui accompagnent ces œufs laissent aussi échapper des spermatozoïdes formés dans

la région centrale du follicule, tandis qu'à la périphérie ils sont moins avancés. De ces spermatozoïdes qui s'échappent tous dans la cavité péribranchiaie, certains pénètrent dans le petit oviducte que possède chaque œuf (1) et qui lui aussi s'ouvre dans la cavité péribranchiale. Dès que la fécondation est opérée, *l'orifice de l'oviducte se ferme* et on observe souvent dans l'intérieur de ce conduit un amas de spermatozoïdes qui n'ont pu pénétrer jusqu'à l'œuf.

Il semble par suite que chez les Botryllidés il y ait *auto-fécondation.*

Il n'en est rien : l'auto-fécondation n'est qu'apparente. Nous avons vu ailleurs (p. 315) que les ovules qui prenaient naissance dans un ascidiozoïde quelconque, émigraient dans plusieurs autres successives avant d'atteindre leur complet développement. Chaque ovaire comprend deux ou trois gros ovules et beaucoup d'autres à divers états de développement : ce sont tous ceux-ci qui émigrent dans la génération suivante, tandis que les deux ou trois ovules plus volumineux restent pour être fécondés. Les follicules spermatiques eux, au contraire, arrivent à maturité chez l'ascidiozoïde qui les a produits.

D'où il résulte que les ovules qui à un moment donné se trouvent chez un ascidiozoïde où ils sont fécondés par les spermatozoïdes de celui-ci, n'ont été que reçus en dépôt par ce dernier pour achever leur développement ; c'est dans la troisième ou quatrième génération précédente qu'ils ont pris naissance. La conclusion, c'est que *les spermatozoïdes d'un ascidiozoïde fécondent bien les œufs qui se trouvent dans ce même ascidiozoïde, mais les œufs ont été produits par la troisième ou quatrième génération précédente* ; ils avaient été simplement reçus en dépôt par l'ascidiozoïde qui les a fécondés et l'auto-fécondation n'est par conséquent qu'apparente.

(1) Della Valle (10) dit avoir vu les prolongements capsulaires de plusieurs œufs se réunir pour former un *oviducte commun*. Je n'ai jamais observé ce cas.

Nous sommes loin, comme on voit, de la loi de Krohn, qui veut que chaque génération féconde la suivante.

S'il est vrai que chaque ascidiozoïde mûrit les spermatozoïdes qu'il produit, tandis que les ovules auxquels il donne naissance émigrent dans les générations suivantes, il en résulte évidemment que le premier blastozoïde qui, dans une jeune colonie, mûrira ses organes génitaux doit être seulement mâle. C'est précisément ce que l'observation directe vérifie; j'ai trouvé (p. 326) en recherchant dans les jeunes colonies quelle était la première génération qui mûrissait ses organes génitaux, que cette première génération était seulement mâle. Or quel est le rôle des spermatozoïdes de cette génération? Ils n'ont pas d'œufs provenant des générations précédentes à féconder; ceux des générations suivantes sont très faiblement développés et seront d'ailleurs fécondés par les spermatozoïdes de l'ascidiozoïde où ils se trouveront au moment de leur maturité.

Ces spermatozoïdes de la première génération mâle s'échappent purement et simplement au dehors, sans jouer aucun rôle.

Ils ne peuvent même pas féconder des œufs appartenant à des systèmes voisins, puisque nous avons vu que, dans un même cormus, tous les ascidiozoïdes d'une même génération sont sensiblement au même degré de développement et atteignent simultanément l'état adulte.

La même remarque s'applique d'ailleurs aux ascidiozoïdes qui sont hermaphrodites à l'état adulte; les spermatozoïdes qui s'échappent de la cavité cloacale, après que quelques-uns ont fécondé les œufs du même ascidiozoïde, ne peuvent féconder les blastozoïdes des systèmes voisins, puisque tous les systèmes d'un même cormus se trouvent, au même moment, dans les mêmes conditions.

La fécondation se produit en même temps chez tous les blastozoïdes d'une même génération.

Dans l'étude du mode de formation des colonies, nous

avons vu, en effet, que tous les blastozoïdes adultes d'un cormus sont de même génération; leurs glandes génitales sont toutes très sensiblement au même état de développement et les larves de cette génération arrivent à éclosion à peu près toutes en même temps.

Si l'on considère une génération de Botrylles ou de Botrylloïdes au moment de la fécondation, par exemple, on constate que chez tous les ascidiozoïdes de cette génération les follicules testiculaires laissent échapper leurs spermatozoïdes et que, parmi les œufs que renferment les ovaires, les uns sont prêts à être fécondés, tandis que d'autres sont déjà en voie de segmentation.

Ces variations dans l'état des œufs s'observent parfois chez un même ascidiozoïde, bien qu'il n'y ait généralement que deux ou trois œufs fécondés dans chaque ovaire; mais on s'explique parfaitement que la pénétration des spermatozoïdes ne s'exécute *pas juste au même moment* dans tous les œufs et qu'il y ait des différences dans l'état des jeunes larves; mais ces différences ne sont jamais considérables, les larves en retard éclosent quelques heures ou quelques jours seulement après les autres, de sorte qu'il n'en est pas moins vrai de conclure que les organes génitaux des divers ascidiozoïdes d'une même génération sont tous au même état de développement, et que la fécondation s'opère très sensiblement en même temps chez tous les ascidiozoïdes.

Je ne fais d'ailleurs que rappeler ici les faits essentiels qui conduisent à cette conclusion : ces faits sont exposés en détail aux chapitres V et VI, où j'ai étudié l'état des glandes génitales des premières générations des jeunes colonies et celui de ces mêmes glandes chez les ascidiozoïdes âgés qui pondent des larves. Je renvoie donc à ces chapitres.

CHAPITRE XIV

CYCLE DE L'ÉVOLUTION DES ASCIDIOZOÏDES.

Après l'étude aussi approfondie que possible que j'ai faite du développement des jeunes colonies et de celles qui sont plus âgées et produisent des larves (ch. V et VI), après l'étude de l'évolution des glandes génitales (ch. IX à XII) et de la fécondation (ch. XIII), il est possible d'établir maintenant avec la plus grande précision le cycle parcouru par un ascidiozoïde depuis le moment où il apparaît dans la colonie sous forme d'un simple épaississement de la membrane péribranchiale maternelle, jusqu'à sa disparition complète du cormus. La connaissance de ce cycle découle tout naturellement des recherches que j'ai exposées dans les chapitres précédents sur la blastogénèse, l'évolution des glandes génitales et la fécondation, recherches que je vais coordonner ici.

En premier lieu, il faut établir une distinction entre les colonies qui ne sont qu'en voie de formation et celles qui sont âgées et en pleine reproduction larvaire.

Chez les premières, ainsi qu'on l'a vu (p. 306), la rapidité de la blastogénèse et la formation de la tunique commune absorbent à leur profit la plus grosse part des matériaux nutritifs, et s'opposent ainsi au développement complet des éléments sexuels, qui se montrent déjà même chez la larve.

L'existence de celle-ci est assez éphémère ainsi que l'ont constaté Krohn, Ganin, Giard et Della Valle. Ses éléments sexuels, dans lesquels quelques jeunes ovules sont souvent bien caractérisés, émigrent dans le deuxième blastozoïde, et quand l'oozoïde est mort la masse granuleuse provenant de sa dégénérescence s'enfonce dans la tunique commune et est peu à peu digérée par les blastozoïdes survivants (Voir p. 253).

Le deuxième blastozoïde atteint l'état adulte après la dis-

parition de l'oozoïde et sa cavité branchiale s'ouvre à l'extérieur. La petite masse sexuelle qu'il avait reçue de l'oozoïde s'est accrue par des cellules qui se sont détachées de sa bande mésodermique médio-dorsale, et bien avant que ce blastozoïde de deuxième génération ne se soit ouvert à l'extérieur, ses cellules sexuelles ont émigré chez les deux bourgeons de la troisième génération qu'il a engendrés.

Ces bourgeons de troisième génération donnent chacun naissance à deux autres de quatrième, alors que celui de deuxième génération est encore vivant (troisième stade, p. 184), et à partir de ce moment, en général, trois générations successives seront représentées simultanément dans le cormus, et non pas deux seulement comme l'a décrit Krohn.

Le blastozoïde de deuxième génération meurt; les deux de troisième génération s'ouvrent à leur tour à l'extérieur après avoir, eux aussi, confié leurs cellules sexuelles aux blastozoïdes de quatrième génération qu'ils ont produits, et chez lesquels ces cellules continueront à se différencier et à augmenter en nombre, par l'adjonction de nouvelles cellules qui se détachent de la bande mésodermique de chaque bourgeon (p. 188).

Une telle colonie, de même que les deux précédentes d'ailleurs, présente donc des ascidiozoïdes adultes qui sont *absolument neutres* et qui sont en relation avec des bourgeons qui *eux sont sexués;* ce fait peut faire supposer que ces bourgeons constituent la première génération sexuée, et c'est la conclusion à laquelle on arriverait fatalement si on se contentait d'étudier uniquement ces jeunes colonies isolées.

Les phénomènes se continuent de la même manière jusqu'à ce que la sixième ou septième génération soit parvenue à l'état adulte : chaque blastozoïde, après avoir terminé son évolution, est remplacé par les deux suivants auxquels il a donné naissance et qui deviennent à leur tour les ascidiozoïdes actifs ou ascidiozoïdes nourriciers du jeune cormus.

Chaque ascidiozoïde d'une jeune colonie passe donc par

deux stades : Il possède dans le jeune âge une glande sexuelle où quelques ovules seuls sont différenciés ; à l'état d'adulte, il se montre *neutre* sans avoir produit ni larves, ni spermatozoïdes *et après avoir légué ses éléments sexuels aux bourgeons qu'il a engendrés*. La taille des jeunes ovules est toujours assez faible et leur présence très difficile à reconnaître sur des bourgeons entiers ; à un simple examen par transparence ils m'ont échappé (67) comme ils avaient déjà échappé à Krohn ; les coupes seules m'ont permis de constater leur présence et de suivre leur évolution.

A la sixième ou septième génération (p. 326) les éléments sexuels arrivent à maturité ; mais *ce sont seulement les follicules testiculaires* qui atteignent d'abord leur complet développement, de sorte que la première génération *qui est sexuée à l'état adulte* est seulement *mâle*.

Les phénomènes deviennent plus complexes à partir de la septième ou huitième génération qui, ainsi que je l'ai montré (p. 312), *sont les premières chez lesquelles des œufs soient fécondés*.

Si l'on veut bien se reporter au chapitre VI relatif à la blastogénèse chez les colonies âgées et où j'ai suivi les modifications qu'éprouvent les diverses générations d'ascidiozoïdes pendant toute la durée d'une année, il ressort de cette étude les faits suivants pour ce qui concerne l'évolution d'un même ascidiozoïde :

1° Prenons comme point de départ la colonie au moment où elle va pondre ses larves, vers le mois de juillet ou d'août.

Trois générations successives sont représentées dans chaque ascidiodème du cormus :

La première renferme l'ascidiozoïde adulte ; les follicules spermatiques laissent échapper de nombreux spermatozoïdes ; de chaque côté, deux ou trois larves, le plus souvent deux, encore recouvertes par la membrane péribranchiale maternelle ou déjà dans le cloaque.

La deuxième génération renferme des ascidiozoïdes complètement enfouis dans la tunique commune et dont la taille

est environ la moitié de celle des adultes ; ils présentent de chaque côté du sac branchial deux ou trois œufs volumineux, avec gros nucléole, et des follicules spermatiques déjà volumineux mais non mûrs.

Les plus jeunes ascidiozoïdes, ceux de la troisième génération, sont pourvus chacun de deux masses cellulaires sexuelles, dans lesquelles on reconnaît des ovules nettement différenciés qui proviennent de la génération précédente et un grand nombre de petites cellules encore indifférenciées. *Les trois générations de l'ascidiodème sont donc hermaphrodites à ce moment.*

2° Quand les larves ont été expulsées du cloaque, les ascidiozoïdes adultes, c'est-à dire ceux de la génération la plus ancienne, demeurent avec leurs seuls follicules spermatiques qui continuent à se vider. *Cette génération se montre donc dès lors seulement mâle, après avoir été primitivement hermaphrodite*, comme le sont tous les jeunes bourgeons.

Les deux générations qui suivent sont toujours hermaphrodites.

3° Une fois les follicules spermatiques de la génération adulte vidés, celle-ci ne comprend *plus que des ascidiozoïdes neutres*, tandis que ceux des deux générations suivantes *sont toujours hermaphrodites*. Si l'on examine une colonie à ce stade, il serait absolument inexact, comme on le voit, de conclure qu'une *génération neutre engendre des générations sexuées;* ces dernières ont été produites longtemps auparavant, alors que les blastozoïdes progéniteurs eux-mêmes étaient hermaphrodites ;

4° Les blastozoïdes adultes, une fois qu'ils ont expulsé e urs larves et vidé leurs follicules spermatiques, *ont terminé leur évolution et ne tardent pas à entrer en dégénérescence;* le siphon branchial et le siphon cloacal se contractent ; la substance tunicière les recouvre progressivement et toute la masse s'enfonce peu à peu dans l'épaisseur de la tunique.

Les éléments granuleux qui proviennent de la dégénérescence de chaque ascidiozoïde sont entraînés peu à peu, par

les tubes vasculaires (p. 253), jusque dans les cavités sanguines des ascidiozoïdes survivants, y sont digérés et contribuent ainsi à l'accroissement général du cormus ;

5° Tandis que cette génération adulte de l'ascidiodème disparaît, les ascidiozoïdes de la seconde atteignent à leur tour l'état adulte ; ils deviennent à leur tour les individus nourriciers de la colonie et les individus producteurs de larves.

Ceux de la troisième bourgeonnent à leur tour ; en outre ils conservent seulement les deux ou trois ovules les plus volumineux et leurs jeunes follicules spermatiques, *et confient tout le reste de leur masse sexuelle aux jeunes bourgeons de quatrième génération qu'ils engendrent.* A la masse sexuelle que chaque nouveau bourgeon a reçue du parent s'ajoutent de nouvelles cellules produites par ce bourgeon lui-même, et l'ensemble constitue la glande hermaphrodite de ce dernier.

Les trois générations que comprend encore à ce moment chacun des deux nouveaux ascidiodèmes issus du dédoublement de l'ancien, *sont donc encore toutes trois hermaphrodites* ;

6° Ces trois générations continuent à se développer pendant tout l'hiver et le printemps ; *les follicules spermatiques des ascidiozoïdes adultes fécondent les deux ou trois œufs qui les accompagnent de chaque côté du sac branchial* (p. 330), de sorte qu'à la nouvelle belle saison nous retrouvons, comme l'année précédente à la même époque, trois générations successives, toutes trois hermaphrodites et la plus âgée seule produisant des larves.

Le cycle se continue ainsi avec la même régularité : Des trois générations que comprend toujours chaque *ascidiodème* du cormus s'il n'y a pas eu d'atrophies accidentelles, le plus âgée, l'adulte, meurt après avoir pondu ses larves et vidé ses follicules spermatiques, c'est-à-dire avoir été successivement *hermaphrodite*, puis seulement *mâle* et enfin *neutre*.

La deuxième remplace celle qui a disparu ; elle produira à son tour des larves et des spermatozoïdes à la belle saison

suivante, entrera en dégénérescence et sera remplacée elle-même par la troisième génération; celle-ci pendant tout ce temps aura engendré une nouvelle génération de blastozoïdes; cette dernière, une autre, et ainsi de suite, chacune étant toujours *hermaphrodite* à l'origine, puis seulement *mâle* et enfin *neutre*.

Enfin il faut remarquer que si chaque blastozoïde se reproduit à la fois par des larves et par des bourgeons, ces deux modes de reproduction ne sont pas simultanés. L'*ascidiozoïde adulte au moment où il produit des larves a depuis longtemps engendré ses deux blastozoïdes*, puisque ceux-ci en ont donné à leur tour de nouveaux et leur ont même transmis une notable partie de leurs éléments sexuels.

Ce cycle de l'évolution des ascidiozoïdes ne peut être établi, comme on le conçoit bien, qu'en suivant les colonies au moins pendant une année entière, et en étudiant leurs transformations pour ainsi dire mois par mois, ainsi que je l'ai fait.

Les observations qui ne portent que sur un petit nombre de colonies ou qui ne sont faites qu'à une seule époque de l'année, ne peuvent que conduire à des inexactitudes; en n'examinant qu'un petit nombre de colonies, il se peut qu'on tombe surtout sur des jeunes, chez lesquelles, comme on l'a vu, les phénomènes de la reproduction sont considérablement modifiés, puisque leurs cellules sexuelles n'y atteignent pas leur complet développement.

Ces jeunes colonies présentent toujours des *adultes neutres, qui n'ont jamais produit de larves, et ceux-ci ne doivent pas être confondus avec les ascidiozoïdes adultes des colonies âgées qui, eux aussi, sont neutres*, mais après la sortie de leurs larves et de leurs spermatozoïdes.

C'est évidemment pour n'avoir pas fait ces distinctions que M. Jourdain (39) a été amené, relativement aux diverses générations qui se succèdent dans un cormus, à des conclusions tout à fait différentes des miennes.

Il a fort bien vu chez le *Botrylloïdes rubrum* que tous les

bourgeons sont hermaphrodites à l'origine. Mais ensuite il lui a semblé que pendant la saison froide les deux glandes s'atrophient à mesure que le bourgeon s'accroît; que plus tard *la glande mâle seule persiste*, et qu'enfin, dans la saison chaude, *les deux glandes* arrivent à leur complet développement.

Il en conclut « que d'individus antérieurement sexués ou d'un groupe larvaire, naît une série de blastozoïdes *neutres* à l'état adulte. De cette série paraît en dériver une autre, chez laquelle l'organe *mâle* seul se développe. Enfin de cette génération mâle, on voit naître un cycle *d'individus hermaphrodites.* »

Si M. Jourdain a trouvé que la glande hermaphrodite s'atrophie pendant l'hiver, c'est très vraisemblablement qu'il aura recueilli ses cormus à marée basse et que ces cormus avaient souffert du froid pendant le retrait de la mer. En général, l'hiver est peu rude dans la baie de Saint-Vaast où M. Jourdain a recueilli, comme moi, ses Botryllidés.

Mais néanmoins les cormus qui restent dans les petites flaques d'eau pendant les basses marées ne sont pas sans souffrir du froid, et ceux-là ne sont plus dans les conditions normales. L'hiver de 90-91, plus rigoureux que les précédents, a anéanti complètement les cormus des diverses Synascidies dans tous les points de la baie où, à marée basse, il restait moins de 50 à 60 centimètres d'eau environ. Pendant l'hiver ce ne sont donc pas les cormus des bords qu'il faut prendre ; il faut les chercher à de plus grandes profondeurs, au moins à un ou deux mètres à marée basse, en retirant les algues avec un crochet.

Ces colonies n'ont pas été influencées par le froid et les glandes génitales ne se montrent pas atrophiées; d'autre part, si M. Jourdain a vu des ascidiozoïdes dont la glande mâle seule avait persisté, ces ascidiozoïdes appartenaient vraisemblablement à de jeunes colonies chez lesquelles, comme nous l'avons dit (p. 326), la première génération qui mûrit ses organes génitaux *est seulement mâle*, parce que ses

ovules, non encore mûrs, ont émigré dans la génération suivante.

Comme M. Jourdain, j'ai trouvé que tous les jeunes bourgeons sont hermaphrodites à l'origine ; qu'il y a des ascidiozoïdes adultes qui sont mâles, d'autres qui sont neutres. Mais où je ne suis plus d'accord avec lui, c'est sur l'ordre de succession de ces dernières générations : *tout blastozoïde chez les colonies âgées naît hermaphrodite*, *reste mâle après la sortie des larves*, *et se montre seulement neutre quand ses follicules spermatiques se sont vidés :* Ce sont là *trois états successifs* sous lesquels se montre chaque blastozoïde, et comme tous les blastozoïdes d'une même génération sont très sensiblement au même état de développement sexuel, il faut ajouter que ce sont là les trois états sous lesquels se présente chaque génération.

Or les résultats de M. Jourdain sont essentiellement différents des miens, *puisque d'après lui*, *ces trois états n'appartiennent pas* SUCCESSIVEMENT A UNE MÊME GÉNÉRATION, *mais bien à trois générations différentes issues les unes des autres* : la génération neutre à l'état adulte, dit-il, engendrerait une génération mâle, celle-ci une nouvelle génération hermaphrodite.

D'ailleurs M. Jourdain convient que ses résultats ne peuvent pas avoir un caractère définitif, car il écrit lui-même dans sa note de 1886, aux *Comptes Rendus*. « Pour être rigoureusement fixé sur les divers stades de cette succession, il faudrait disposer d'un aquarium bien aménagé, conditions que je ne puis réaliser à Saint-Vaast » (1).

Avant M. Jourdain, Della Valle (10) avait aussi fait quelques observations sur les diverses sortes d'ascidiozoïdes que renferment les cormus des Botrylles. Les résultats auxquels il est arrivé chez les Botryllidés du golfe de Naples sont aussi

(1) Ces conditions sont réalisées actuellement. Le Muséum a créé dans l'île de Tatihou même, sous la savante direction de M. le professeur Edmond Perrier, de superbes laboratoires avec aquariums, où les embryogénistes en particulier pourront suivre, avec toutes les facités désirables, l'évolution des animaux marins de cette partie de la côte.

absolument différents de ceux que m'ont donnés les Botryllidés de Saint-Vaast.

Je ne pense pas d'ailleurs que ces différences doivent être attribuées à l'habitat.

Ainsi Della Valle, dit que tous les nouveaux bourgeons sont « *ou sans aucun organe sexuel ou bien avec le seul ovaire rudimentaire* » ; je suis convaincu qu'il y a là une erreur d'observation de l'ascidiologue italien, qui n'a pas vu que dans la masse sexuelle primitive, en dehors des petits ovules nettement caractérisés, il y a une masse cellulaire indifférenciée dont une partie évolue en spermatozoïdes, l'autre en ovules. C'est pour n'avoir pas suivi l'évolution de cette masse sexuelle encore indifférenciée chez les jeunes bourgeons que Della Valle a été amené ainsi à dire, à tort, qu'il existe des colonies qui *sont seulement femelles*.

D'autre part, les jeunes bourgeons *sans organes sexuels* que Della Valle dit avoir vus, appartenaient vraisemblablement à de jeunes colonies, chez lesquelles, comme nous l'avons vu, la masse cellulaire sexuelle est toujours très réduite, surtout dans les premières générations et où cette masse sexuelle ne peut être reconnue qu'à l'aide de coupes minces.

Mais la plus grande lacune du mémoire de Della Valle en ce qui concerne l'histoire de l'évolution des Botryllidés, c'est de n'avoir pas vu non plus *les relations qui existent entre les ascidiozoïdes à différents états de sexualité*. Il y a, dit-il, des colonies qui sont *neutres* ou *hermaphrodites*, d'autres *mâles* et enfin d'autres qui sont seulement *femelles* (ces dernières n'existent pas, comme je l'ai dit). Or ces colonies de sexualité différente ne sont pas *indépendantes* les unes des autres comme le croit Della Valle : tout blastozoïde, comme je l'ai déjà dit, est successivement *hermaphrodite*, *puis mâle* et enfin *neutre*.

« Tous les individus appartenant à une colonie, dit encore Della Valle, sont au même degré de développement sexuel; ainsi, dans une colonie on ne peut rencontrer un

individu neutre et en même temps que ce dernier un individu hermaphrodite, etc. »

Ces faits seraient parfaitement exacts si Della Valle n'avait eu en vue ici que *les blastozoïdes adultes de la colonie* ; mais il applique sa description *à la fois aux blastozoïdes et à leurs bourgeons*, et dès lors il tombe dans de nouvelles inexactitudes. « Si les colonies se trouvent dans le période de la neutralité, dit-il, aucune gemme ne présente la trace de follicules sexuels. Si au contraire la colonie se compose d'individus hermaphrodites ou mâles, les bourgeons qui n'avaient tout d'abord que des follicules ovariques, présentent bientôt aussi des follicules spermatiques. Et enfin on chercherait en vain dans des colonies qui n'ont que des individus femelles des gemmes portant des traces de follicules spermatiques. » En réalité, ainsi que je l'ai montré, chaque blastozoïde bourgeonne toujours de très bonne heure, *alors qu'il est hermaphrodite*, et les nouveaux bourgeons engendrés sont eux-mêmes *toujours hermaphrodites*.

Tous les faits rapportés par Della Valle prouvent qu'il a généralisé des résultats fournis par des observations trop peu nombreuses et incomplètes. Ses inexactitudes proviennent d'abord de ce qu'il ignorait que *la blastogénèse est continue* chez ces Ascidies composées. D'autre part, l'examen par transparence dont il s'est sans doute contenté dans les recherches de ce genre, ne lui a pas permis de se rendre compte exactement de l'état des glandes génitales, et surtout il n'a pas étudié *les modifications successives qu'elles éprouvent dans le cours de la vie d'un même ascidiozoïde*. Ce sont ces modifications seules qui impriment aux Botryllidés les caractères si particuliers de l'évolution de leurs ascidiozoïdes, et elles ont échappé au ascidiologue italien de même qu'elles ont échappé plus tard à M. Jourdain : tous deux ont cru *que les divers états de sexualité qu'ils ont observés appartiennent à autant de colonies distinctes*, tandis qu'en réalité *ce sont autant d'états successifs de chacun des ascidiozoïdes d'un même cormus*.

L'évolution des ascidiozoïdes chez les Botryllidés se résume ainsi :

1° Dans les jeunes colonies, jusqu'à la sixième ou septième génération, chaque jeune blastozoïde possède à droite et à gauche une petite masse cellulaire sexuelle dans laquelle quelques jeunes ovules sont nettement caractérisés; le reste comprend des petites cellules encore indifférenciées.

Quand ce blastozoïde présente à son tour, à droite et à gauche, un jeune bourgeon, chaque glande sexuelle rudimentaire émigre dans chacun de ces derniers, où elle continue à se différencier et à s'accroître par l'adjonction de nouveaux éléments sexuels que forme le bourgeon : ce blastozoïde, doué primitivement d'une glande sexuelle rudimentaire, se montre donc dès lors *à l'état neutre.*

Ce blastozoïde, continuant son évolution, finit par communiquer à l'extérieur par ses deux orifices : il est alors adulte, comme tous ceux de la génération à laquelle il appartient : cette génération ne comprend donc plus à l'état adulte que *des ascidiozoïdes neutres*, qui ont été primitivement sexués. Ce sont eux qui nourrissent la colonie à leur tour, puisque tous les autres bourgeons sont enfouis dans la tunique commune.

Une fois le blastozoïde adulte mort, il est recouvert peu à peu par la tunique commune; il entre en dégénérescence et les produits de celle-ci sont absorbés par les survivants (p. 253).

Les deux blastozoïdes qu'il a produits s'ouvrent à leur tour à l'extérieur et le remplacent dans la colonie.

L'ascidiozoïde des colonies en voie de formation passe donc successivement par deux états, *hermaphrodisme* et *neutralité*, et ne se reproduit que par bourgeons. Chacun d'eux lègue ses éléments sexuels aux deux bourgeons qu'il engendre.

2° La glande génitale se développant peu à peu à mesure qu'elle traverse des générations successives, finit par atteindre son complet développement.

Ce sont les follicules testiculaires qui atteignent les premiers le terme de leur évolution; *il en résulte que la première génération qui, chez une jeune colonie, mûrit ses organes génitaux* est *mâle* à l'état adulte, au lieu d'être neutre comme les générations précédentes.

Dans les colonies où j'ai observé ce fait, c'était la sixième génération qui avait mûri ses follicules spermatiques.

3° Les générations qui se succèdent à partir de celle qui a mûri ses follicules spermatiques sont désormais *hermaphrodites* à l'état adulte, de même qu'elles l'étaient à leur naissance. En général, chaque adulte est accompagné de deux autres bourgeons qu'il a engendrés, l'un à droite, l'autre à gauche de son sac branchial; chacun de ces derniers en porte lui-même deux autres plus rudimentaires.

Tout nouveau blastozoïde est hermaphrodite dans le jeune âge, comme l'étaient ceux des jeunes colonies en formation.

Mais plus tard quand ce blastozoïde bourgeonne, *il conserve seulement les deux ou trois œufs les plus volumineux de chaque ovaire et ses follicules spermatiques* qui féconderont ces œufs; il lègue le reste de ses éléments sexuels aux deux bourgeons qu'il a produits.

Quand ce blastozoïde a atteint l'état adulte, il renferme des larves provenant des œufs qu'il a gardés et des follicules spermatiques qui se vident progressivement.

Une fois les larves écloses, le bastozoïde reste seulement avec ses follicules spermatiques *et est mâle*.

Quand ces follicules sont vidés, il devient *neutre*, et les jeunes ascidiozoïdes qu'il a engendrés et qui l'accompagnent sont toujours hermaphrodites.

Son évolution est dès lors terminée; il ne tarde pas à mourir, et les deux blastozoïdes qu'il a produits, l'un à droite, l'autre à gauche, s'ouvrent à leur tour à l'extérieur et le remplacent. *Ce sont eux qui produiront des larves à la belle saison suivante*. En même temps les bourgeons de ces deux blastozoïdes commencent à en produire de nouveaux à leur tour; — ils ne gardent que deux ou trois œufs et leurs jeunes fol-

licules spermatiques de chaque côté de leur sac branchial, et confient le reste de leurs éléments sexuels à la nouvelle génération qui prend naissance. Trois générations successives sont encore représentées dans le cormus.

Tout blastozoïde appartenant à une colonie âgée est donc successivement *hermaphrodite* (pendant la plus grande partie de sa vie), puis *mâle*, puis enfin *neutre*. Il n'engendre de bourgeons que dans la première période de sa vie, alors qu'il est hermaphrodite, et chaque bourgeon est lui-même hermaphrodite.

Si ces lois ne s'appliquent pas aux jeunes colonies en voie de formation, cela tient nniquement à ce que chez elles les organes génitaux n'atteignent pas leur maturité ; les blastozoïdes y sont seulement hermaphrodites, puis neutres, mais la succession des diverses générations s'y opère comme chez les colonies plus âgées qui produisent des larves.

CONCLUSIONS

Je ne puis terminer ce travail sans présenter rapidement une vue d'ensemble des résultats auxquels je suis arrivé, et surtout sans montrer quelle interprétation doivent recevoir certains phénomènes qui peuvent paraître étranges quand on les compare à ceux auxquels nous ont habitués les animaux supérieurs, et qui, chez les Botryllidés, ne sont que la conséquence de l'association de parties similaires en vue d'une fonction commune à remplir.

Les recherches que je viens d'exposer se rattachent à trois grandes questions : développement des bourgeons et des larves, reproduction agame et reproduction sexuelle.

Dans la première partie, j'ai montré que les différents organes, sac branchial, tube digestif et cavité cloacale, se constituent, comme nous le savions déjà, aux dépens d'une vésicule endodermique primitive, mais par des processus tout

à fait différents de ceux qu'ont décrits Metschnikoff et Della Valle.

J'ai suivi l'évolution du tube cardiaque, qui se forme aussi aux dépens de la vésicule primitive à la fois chez les larves et chez les bourgeons.

J'ai trouvé également chez les Botryllidés (larves et bourgeons) *deux tubes épicardiques* constitués par deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive, et analogues à ceux qui existent chez les Ascidies voisines pédonculées (*Claveline*, *Pérophore*, *Polyclinidés*), chez lesquelles ils constituent le véritable stolon gemmifère. Seulement, chez les Botrylles, l'intestin en se recourbant deux fois par suite de la fixation de l'ascidiozoïde selon toute sa face ventrale, se coiffe de ces tubes épicardiques comme d'un mésentère et s'oppose à leur allongement postérieur ; ces tubes ne s'isolent même pas de la partie de la vésicule primitive qui les a engendrés et se montrent chez les adultes comme le prolongement direct des sacs péribranchiaux.

Il en est résulté que la faculté blastogénétique que possède le tube épicardique des Polyclinidés, s'est transportée, chez les Botryllidés, à une autre portion de la vésicule endodermique primitive où elle pût s'exercer librement, *c'est-à-dire à la membrane externe de chaque cavité péribranchiale :* c'est ainsi que la blastogénèse *péribranchiale* et par suite la disposition des ascidiozoïdes *en séries rayonnantes*, se montrent comme une conséquence naturelle du mode de fixation.

Pour ce qui est de la cavité péribranchiale, elle est constituée tout entière, ainsi que Metschnikoff et Della Valle l'ont déjà vu chez les bourgeons, par deux diverticules de la cavité endodermique primitive, mais par un processus différent de celui qu'ont décrit ces naturalistes. Kowalevsky chez les Ascidies simples, V. Beneden et Julin chez les larves de la Claveline attribuent au contraire tout ou partie de chaque sac péribranchial à une invagination de l'ectoderme; mais d'autre part ces mêmes auteurs ont décrit chez les bourgeons d'*Amaroucium*, de *Didemnum* et de *Cla-*

veline un processus identique à celui que j'ai observé chez les Botryllidés pour la genèse de ces sacs, processus que j'ai également trouvé à mon tour chez les bourgeons de *Claveline*, d'*Amaroucium* et de *Circinalium*.

De ces observations différentes, dont l'exactitude ne saurait guère être mise en doute, venant d'aussi habiles naturalistes que Kowalevsky et V. Beneden, il faudrait donc conclure à l'existence de deux processus différents pour la genèse de la cavité péribranchiale. Je me hâte de faire remarquer qu'il n'y aurait là rien de contraire aux lois générales de l'évolution.

En effet, chez l'*Appendiculaire* que l'on considère comme la larve typique des Tuniciers, les transformations successives de la forme ancestrale des Tuniciers y sont assez profondes et assez stables pour que ces larves subissent toute leur évolution et se perpétuent sans subir la plus légère métamorphose.

Les larves des autres Ascidies, tant simples que composées, perdant leur appareil locomoteur et leur vésicule des sens au moment de leur fixation, subissent au contraire une véritable *régression ;* on peut penser qu'elles font retour à l'une des formes transitoires qu'a revêtues la forme ancestrale primitive, et que dès lors les processus génétiques qu'on observe chez les bourgeons, nés par voie agame, ne sont que la répétition de ceux de cette forme transitoire et se trouvent être par suite plus ou moins différents de ceux que l'hérédité a déterminés chez les larves.

Ainsi s'expliquerait naturellement la genèse des cavités péribranchiales par invagination ectodermique chez certaines larves, tandis que ces cavités seraient, chez les bourgeons et même chez des larves qui auraient conservé le processus qu'on observe chez ces derniers, des diverticules de la vésicule endodermique primitive comme chez l'une des formes ancestrales.

Un autre point important de l'organogénèse que je crois

avoir élucidé, c'est celui de l'origine et de la signification morphologique de l'*organe vibratile*. Giard, Della Valle, Van Beneden et Julin et tous les autres ascidiologues qui se sont occupés de l'étude de cet organe, n'ont observé que quelques stades très avancés de son développement; ils n'en ont pas vu l'origine exacte et leurs résultats incomplets n'ont fait qu'accroître les hypothèses si nombreuses qui ont été faites sur la nature et le rôle de cet organe.

Les processus que j'ai observés en premier lieu chez les bourgeons de diverses espèces de Botrylles et de Botrylloïdes m'avaient paru si surprenants, que j'ai fait également l'étude du développement de cet organe chez les larves de ces mêmes Botryllidés.

Je me suis ensuite adressé aux bourgeons des principaux autres groupes d'Ascidies composées (*Pérophores* et *Clavelines*, *Polyclinidés*, *Didemnidés* et *Diplosomidés*).

Chez toutes les espèces de ces derniers groupes que j'ai étudiées, de même que chez les larves et les bourgeons des Botryllidés, j'ai trouvé que l'*organe vibratile* débute par un diverticule dorsal de la vésicule endodermique primitive, qui prend naissance en même temps que les diverticules péribranchiaux, l'intestin, le cœur et les tubes épicardiques. Ce diverticule s'ouvre ensuite secondairement à la partie antérieure de la vésicule branchiale, tandis qu'il perd sa communication postérieure avec la vésicule primitive et subit de ce côté une atrophie progressive, plus ou moins rapide et plus ou moins complète selon les espèces.

L'organe vibratile n'est donc pas constitué par un simple cul-de-sac de la partie antérieure du sac branchial comme V. Beneden et Julin l'on décrit chez la *Claveline*, Maurice chez le *Fragaroïdes* et par suite l'homologie qu'ils ont établie avec l'*hypophyse* des Vertébrés ne saurait être maintenue.

J'ai apporté les arguments qui me font croire que cet *organe vibratile* représente les restes d'un organe ancestral qui devait avoir un rôle important chez les premiers Tuniciers, mais qui a perdu ses fonctions primitives par suite des

transformations ontogéniques de la forme ancestrale et qui, chez les Tuniciers actuels, est en voie de disparition et n'a plus de fonction essentielle à remplir.

M. Jourdain (*40*[b]) vient de publier récemment une note sur le rôle de cet organe chez les Pérophores et les Clavelines. Il a trouvé en étudiant sur le vivant le mécanisme de la déglutition chez ces Ascidies, qu'une des fonctions de la fossette ciliée est de sécréter le « mucus à l'aide duquel les particules alimentaires s'agglutinent en un cordon qu'une bande ciliaire branchiale conduit jusqu'au sac branchial ».

Ce rôle n'enlève aucune valeur à la signification que l'embryogénie et l'anatomie comparée m'ont conduit à admettre pour l'organe vibratile. Puisque le produit de la glande se déverse généralement dans le sac branchial, rien de plus naturel qu'il s'y mélange avec les particules alimentaires et les agglutine; mais il ne s'agit là que *d'une fonction purement accidentelle.* Si l'organe avait pour *fonction essentielle* de servir à la déglutition, pourquoi le processus secrétoire commencerait-il même chez l'ascidiozoïde embryonnaire, encore recouvert de toutes parts par la tunique commune et qui est nourri exclusivement par le parent, sans rien recevoir de l'extérieur? (p. 142). Comment expliquer que chez les *Phallusia mammillata* et *A. Marioni* les produits de la glande se déversent presque en totalité dans la cavité péribranchiale et se trouvent rejetés directement à l'extérieur par le siphon cloacal?

La signification que j'attribue à l'organe vibratile est confirmée par l'homologie que j'ai été amené à établir entre les différents diverticules de la vésicule primitive des Échinodermes les plus simples, les Crinoïdes, et ceux de la vésicule primitive des bourgeons des Ascidies composées dont le développement est connu (bourgeons des *Pérophores*, des *Clavelines* et des *Polyclinidés;* larves et bourgeons des *Botryllidés*).

Par leur genèse, les deux vésicules péritonéales, la vésicule aquifère et le prolongement endodermique du pédoncule des Crinoïdes, me paraissent être respectivement

homologues aux sacs péribranchiaux, à l'organe vibratile et au tube épicardique des Synascidies; il y a jusqu'aux variations que subit le *tube hydrophore* primitif des Crinoïdes, chez les différents Échinodermes, qui rappellent exactement celles qu'éprouve l'*organe vibratile* chez divers Tuniciers.

S'il est vrai, comme la plupart des évolutionnistes le croient, que les processus embryogéniques d'une forme donnée ne sont que la répétition plus ou moins rapide des phases de l'évolution des ascendants de cette forme, *nous devons forcément conclure à l'existence d'une forme ancestrale commune aux Tuniciers et aux Échinodermes.*

Si la morphologie n'indique aucune affinité entre un Échinoderme et un Tunicier quelconque de notre époque, la Paléontologie semble de son côté confirmer le rapprochement que révèle l'embryogénie : Le doute a régné longtemps sur la véritable nature de certains fossiles d'Amérique que l'on considérait comme des *Crinoïdes* et que Cope vient de ranger dans les *Tuniciers;* le savant paléontologiste les considère comme des formes voisines de celles que les dragages récents nous ont fait connaître dans les grandes profondeurs (*Hypobythius*, *Chelyosoma*). Cette difficulté à délimiter les Crinoïdes et les Tuniciers anciens ne doit-elle pas être regardée comme une très grande probabilité de la parenté des deux groupes?

Cette parenté ne détruirait en rien d'ailleurs les relations généralement admises entre les Vertébrés et les Tuniciers, soit qu'avec V. Beneden on fasse dériver ces derniers de la même forme ancestrale que les *Céphalochordes* et les Vertébrés, soit qu'avec Dorhn on les considère comme des poissons dégénérés; dans cette dernière hypothèse, ceux-ci, par suite des phénomènes de régression qu'ils auraient subis, auraient fait simplement retour à l'une des formes ancestrales.

Mais dans quelle mesure l'identité des processus embryogéniques implique-t-elle forcément une idée de parenté? La

cavité générale se forme de la même façon chez les Echinodermes et les Brachiopodes et ce sont cependant deux groupes fort dissemblables qu'il n'est venu à l'idée de personne de rapprocher l'un de l'autre. Il a fallu de même dénier successivement toute importance au mode de segmentation, au mode de formation des feuillets et au mode de formation de la bouche. De nouvelles réserves de ce genre ne viendront-elles pas encore s'imposer à mesure que nos connaissances embryogéniques s'étendront et réduire encore l'importance que nous attachons aux processus génétiques pour la détermination des affinités des différents groupes?

Au lieu d'une parenté généalogique réelle entre les Tuniciers et les Échinodermes telle que la révèle l'embryogénie, faut-il donc penser que l'identité de leurs premiers processus génétiques *n'est que la conséquence d'une adaptation?*

Si cette dernière hypothèse était la vraie, il faudrait reconnaître que les phénomènes d'*adaptation* jouent dans l'évolution des êtres un rôle autrement prépondérant encore que celui qu'on leur attribue, puisqu'ils se feraient sentir jusque dans les premiers processus génétiques, *dans le mode de division de la cavité entérique primitive.* Et un tel élargissement de la signification que l'on donne habituellement à ce terme de *phénomènes d'adaptation*, ne serait pas sans porter *une grave atteinte à la valeur que les évolutionnistes attachent aux processus embryogéniques* pour déterminer les liens de parenté des différents groupes de la série animale.

Quoi qu'il en soit, ce qui est indiscutable dans la question qui nous occupe ici spécialement, c'est que les premiers processus embryogéniques présentent une ressemblance frappante entre les plus simples des Échinodermes et les bourgeons des Ascidies composées. Je ne pouvais m'empêcher de signaler ce rapprochement, aussi étrange qu'il paraisse au premier abord, et je le livre avec confiance à la discussion des zoologistes : que les deux groupes dérivent

d'une forme ancestrale commune ou que la ressemblance que je signale ne soit que le résultat de l'adaptation, la question n'en est pas moins de première importance dans l'un comme dans l'autre cas et mérite qu'on s'y arrête.

L'étude du mode d'association des ascidiozoïdes chez les Botryllidés et de leurs relations, permet de se rendre compte de la valeur réelle qu'il faut attribuer à chacun des membres constituants d'une colonie.

Chaque ascidiozoïde adulte d'une étoile du Botrylle se montre toujours accompagné de ses deux bourgeons, l'un à droite, l'autre à gauche de son sac branchial; chacun de ceux-ci en porte lui-même deux autres qu'il a engendrés à son tour et qui sont encore plus jeunes.

L'adulte est l'*ascidiozoïde nourricier* des deux générations dérivées de lui et qui l'accompagnent, il est l'*ascidiozoïde producteur de larves;* lui-même a *fécondé les œufs* d'où proviennent ces dernières.

Ceux de ses ovules qui sont trop jeunes pour être fécondés vont continuer leur évolution chez les deux bourgeons qu'il a engendrés, puis chez ceux qui se forment aux dépens de ces derniers; ils subissent ainsi une série de migrations jusqu'au moment où ils ont atteint leur maturité.

Enfin, quand l'ascidiozoïde adulte est arrivé au terme de son évolution, après avoir pondu ses larves, les deux blastozoïdes qu'il a engendrés atteignent à leur tour leur complet développement et remplacent le parent dans son rôle de *nourrice* des générations plus jeunes et de *producteur de larves*; de leur côté, les bourgeons qui constituent la dernière génération formée en engendrent chacun deux autres à leur tour.

Un adulte, après sa mort, est donc remplacé par les deux ascidiozoïdes qu'il a engendrés et qui sont accompagnés chacun, comme l'était leur parent, de deux générations plus jeunes et inégalement développées.

C'est cet ensemble comprenant un ascidiozoïde adulte et

ses deux générations de bourgeons, que je désigne sous le nom d'*ascidiodème*, parce que ses parties les plus jeunes bourgeonnent d'une façon continue pour en produire de nouvelles, tandis que les plus anciennes disparaissent. C'est cet ensemble, chez lequel tout est mis en commun, *éléments nutritifs et ovules*, « qui résulte d'une association de parties combinées de manière à former un tout capable de vivre par lui-même, sans aucun secours physiologique (1), » qu'il faut considérer comme un *individu physiologique*, de même que l'ensemble des anneaux d'une Annélide ne constitue qu'un *individu unique*, toujours physiologiquement parlant.

Un *ascidiodème* de Botrylles comprend normalement un ascidiozoïde adulte et deux générations en voie de développement qui en comptent elles-mêmes six au total; un système étoilé n'est qu'une association d'*ascidiodèmes* ou d'*individus physiologiques*; un cormus, une association de *systèmes*.

La faculté blastogénétique *continue* de certains Tuniciers, Botryllidés, Salpes ou Pyrosomes, n'est pas l'apanage exclusif de ces animaux ; elle ne diffère pas, au fond, de celle que possèdent les Annélides qui ont la propriété d'ajouter constamment de nouveaux segments à leur corps, et les résultats auxquels je suis arrivé sur la blastogénèse des Botrylles ne font que confirmer l'analogie que M. Giard entrevoyait déjà il y a plus de vingt ans, entre la production des anneaux successifs d'un Tænia et celle des bourgeons des Botrylles; il restait simplement à établir, comme je l'ai fait, que la formation des ascidiozoïdes a lieu d'une façon *continue*, pour que l'analogie fût pleinement démontrée.

L'analogie peut même être poussée plus loin. Un système de Botrylles à quatre ascidiodèmes, par exemple, est de tous points comparable à une *Nereis* ou à une *Myrianide* quand celles-ci comptent quatre individus; il n'y a de différence que, chez ces derniers, les quatre individus sont placés bout

(1) E. Perrier, *Colonies animales*, p. 766.

à bout, en *série linéaire*, et dérivent tous des segments basilaires de la tête de l'individu primitif, tandis que les ascidiodèmes forment des *colonies rayonnées* chez les Botrylles et les jeunes systèmes des Botrylloïdes, *bi-linéaires* chez les cormus âgés de Botrylloïdes, et que chez eux ce sont toujours les derniers ascidiozoïdes formés qui en engendrent de nouveaux.

Le dédoublement se fait transversalement chez les Annélides ; il a lieu en direction rayonnante chez les Botrylles, par la division régulière d'un *ascidiodème* en deux autres.

Ce qui caractérise essentiellement l'*individualité physiologique*, ce n'est pas seulement qu'elle est « l'association de parties combinées de manière à former un tout capable de vivre par lui-même », mais c'est encore, ainsi que l'a si nettement défini mon savant maître, M. le professeur Edm. Perrier, *que cette association est capable d'en reproduire d'autres semblables à elle-même.*

Or, d'un œuf de Botrylle ou de Botrylloïde, il sort à l'éclosion, non pas un ascidiozoïde unique, comme on l'a cru jusqu'à présent ; le premier ascidiozoïde est déjà accompagné, à l'éclosion, d'un bourgeon constitué par une vésicule endodermique qui commence à se diviser en trois autres (le bourgeon correspondant de gauche s'atrophie toujours, page 17). *C'est par conséquent un véritable ascidiodème qui sort de l'œuf*, presque aussi complexe que ceux qu'on observe chez les colonies plus âgées.

Cette production de l'*ascidiodème primitif* par l'œuf lui-même vient affirmer une fois de plus l'*individualité* que j'assignais tout à l'heure à l'ascidiodème ; elle est en même temps une confirmation éclatante des deux grandes lois suivantes posées par M. le professeur Edmond Perrier et en lesquelles se résume la synthèse de l'évolution des colonies :

1° *L'œuf d'un organisme faisant partie d'une colonie tend à reproduire non seulement l'organisme dans lequel il s'est formé, mais encore la colonie tout entière dans laquelle cet or-*

ganisme était engagé. (*Principe de la reproduction totale.*)

2° *A mesure que les organismes constituant une colonie deviennent plus étroitement solidaires, les œufs qu'ils produisent tendent à reconstituer de plus en plus vite l'ensemble même de cette colonie.* (*Principe de l'accélération métagénésique*) (1).

L'oozoïde primitif est, en effet, encore incomplètement développé et toujours enfermé dans les membranes ovariennes quand apparaissent les premiers rudiments de son bourgeon (p. 174); de même, dans chaque ascidiodème, les plus jeunes ascidiozoïdes en laissent apparaître chacun deux autres alors qu'ils sont encore très rudimentaires et que leur vésicule primitive a à peine engendré les sacs péribranchiaux (p. 11 et 41).

Si donc, avec M. Edmond Perrier, nous considérons *comme mode normal d'évolution* celui où l'ascidiozoïde atteint son complet développement avant de bourgeonner ou de produire des éléments sexuels, nous sommes amenés à conclure que la larve et chaque ascidiozoïde de Botrylle ou de Botrylloïde présentent une réelle *accélération métagénésique*, de telle sorte que l'ascidiodème se montre toujours avec une constitution constante après la disparition d'un adulte.

Cette *accélération* se maintient toujours avec la même intensité chez les Botryllidés. Je n'ai jamais observé chez leurs larves des variations dans la quantité de vitellus qui auraient déterminé un blastogénèse moindre ou plus rapide qu'elle l'est dans les conditions normales. De telles variations n'ont été signalées jusqu'à présent, chez les Ascidies composées, que dans deux espèces : chez le *Leptoclinum Lacazii*, Giard, (*Diplosomoïdes Lacazii*, Lahille) où Lahille (58) a vu deux sortes de larves, les unes pauvres en vitellus nutritif et qui n'avaient pas encore bourgeonné à la fin du troisième jour, et d'autres plus volumineuses, riches en vitellus, qui renfermaient déjà une dizaine de blastozoïdes quelques heures

(1) E. Perrier, *Colonies animales*, p. 726.

après la fixation. Une espèce de *Didemnum* m'a présenté des variations semblables (70). Mais par contre, chez les blastozoïdes des Botryllidés, l'avortement des jeunes bourgeons se produit très fréquemment. Ces modifications secondaires ne peuvent être attribuées qu'à un manque d'éléments nutritifs, résultant des mauvaises conditions dans lesquelles se trouve accidentellement la colonie.

Enfin je ferai remarquer que l'*accélération blastogénique* des Botryllidés, bien que très réelle, n'est cependant pas aussi accentuée que celle que je signalais tout à l'heure chez le *Leptoclinum Lacazii* ni que celle que l'on connaît chez d'autres Ascidies composées voisines, *Astellium*, *Pseudodidemnum* et *Diplosoma Rayneri* (Diplosomidés de Giard), dont la larve à l'éclosion porte déjà un blastozoïde presque complètement développé avec les rudiments d'un second (25, 70 et 58); elle est surtout plus faible que celle que présentent les *Pyrosomes :* en effet, l'oozoïde des Botryllidés, bien qu'ayant une existence assez courte, n'en atteint pas moins l'état adulte, très souvent même il différencie ses ovules ; il ne lui manque que de mûrir ces derniers et de produire des larves pour que son évolution soit normale et complète comme celle des ascidiozoïdes des cormus âgés. Sous ce rapport, cet oozoïde diffère profondément du cyathozoïde du Pyrosome, qui n'apparaît pour ainsi dire que pour engendrer ses quatre bourgeons et avorte sans jamais se compléter.

Un autre argument qui vient à l'appui de l'individualité que j'ai assignée plus haut à l'*ascidiodème*, c'est que celui-ci posséderait un système nerveux spécial.

J'ai exposé (p. 112) pourquoi j'ai été amené à penser que le système nerveux d'un bourgeon est dû à la prolifération d'un filet partant du ganglion du parent. Il résulterait de cette disposition qu'un ascidiozoïde adulte quelconque est en relation nerveuse avec les deux bourgeons qu'il a engendrés, chacun de ceux-ci avec les deux autres auxquels il a donné

naissance à son tour. En d'autres termes, chaque ascidiodème posséderait un système nerveux commun aux divers ascidiozoïdes qu'il comprend, de même que l'Annélide, à laquelle j'ai comparé l'ascidiodème, possède un système nerveux dont les ganglions sont répartis régulièrement entre les différents anneaux et sont tous en relation les uns avec les autres.

Je me hâte de faire remarquer qu'une telle disposition *est loin d'impliquer l'existence d'un système nerveux colonial*, comme peut le faire croire au premier abord la genèse continue de nouveaux ascidiozoïdes aux dépens des derniers formés : après la mort de l'adulte de chaque ascidiodème, la dégénérescence qui atteint son ganglion comme tous ses autres organes, amène fatalement la rupture de la communication nerveuse de ses deux bourgeons, communication qui s'établissait entre ceux-ci par l'intermédiaire du ganglion du parent. Celui-ci mort, les deux adultes qui le remplacent et deviennent chacun la tête d'un nouvel ascidiodème, se trouvent par conséquent privés de toute relation nerveuse : *le système nerveux d'un ascidiodème serait donc complètement indépendant de celui des ascidiodèmes voisins.*

Tous les ascidiologues ont reconnu depuis longtemps l'extrême sensibilité des languettes cloacales. De ce que ces languettes se contractent toutes en même temps quand on touche l'une d'elles, on ne peut pas conclure davantage à l'existence d'un système nerveux colonial. Leur contraction simultanée s'explique *par la riche innervation de chacune d'elles en particulier* (p. 157), par leur soudure basilaire et la présence de la tunique commune qui les recouvre : la contraction de l'une d'elles suffit pour déterminer l'ébranlement de la tunique commune qui les recouvre toutes et amener par suite la contraction des autres.

La vie coloniale étant caractérisée par la mise en commun des éléments nutritifs entre les divers individus qui composent l'association, les relations vasculaires que j'ai trouvées entre les divers ascidiozoïdes d'un même cormus (p. 248),

établissent que les Botryllidés constituent des colonies dans toute l'acception du mot.

Contrairement à ce que présentent les autres Ascidies composées, Polyclinidés, Didemnidés, etc., dont les adultes ne constituent que de simples agglomérations n'ayant de commun que la tunique, où chacun vit pour son propre compte, sans aucune relation vasculaire avec le voisin, chez les Botryllidés, au contraire, il existe un *réseau vasculaire colonial* des mieux caractérisés :

1° Chaque nouveau bourgeon *reste toujours en relation avec le parent* par un tube vasculaire, prolongement de l'ectoderme maternel qui se continue par l'ectoderme du bourgeon ; c'est par ce tube, que j'ai appelé *pédicule ectodermique*, que les corpuscules sanguins passent de l'ascidiozoïde progéniteur chez son bourgeon.

Les pédicules ectodermiques mettent donc en communication directe les blastozoïdes de chaque ascidiodème.

2° A mesure qu'il se développe, le jeune bourgeon ne reste pas seulement en relation vasculaire avec le parent, mais il prend de très bonne heure un autre vaisseau (*vaisseau sous-endostylaire*), qui va déboucher dans un grand vaissean situé à la périphérie du cormus et qui est un réservoir d'éléments nutritifs commun à toute la colonie (*vaisseau colonial périphérique*).

Parvenu à l'état adulte, l'ascidiozoïde possède un second vaisseau (*vaisseau sous-intestinal*), qui débouche encore dans le grand vaisseau colonial.

3° Enfin, les divers ascidiozoïdes adultes d'un même système communiquent généralement ensemble, à leur centre, par les *pédicules ectodermiques* qui les reliaient aux parents et qui ont persisté même après la disparition de ceux-ci.

Grâce à un tel ensemble de tubes vasculaires, la vie coloniale se trouve réalisée au plus haut degré chez les Botryllidés; les éléments nutritifs se partagent non seulement entre les divers ascidiozoïdes d'un même système, mais encore entre tous les systèmes d'un cormus.

C'est grâce à la persistance de ces tubes même après la mort des ascidiozoïdes, que les éléments provenant de la dégénérescence de ces derniers *peuvent être entraînés dans tout le réseau vasculaire, où ils sont digérés pour le plus grand profit de tous les survivants* (p. 253).

J'ai établi un autre point non moins curieux de la vie sociale des Botryllidés : *c'est la mise en commun, pour ainsi dire, des ovules.*

Chaque ascidiozoïde conserve seulement, en effet, à droite et à gauche de son sac branchial, les deux ovules les plus avancés, qu'il fécondera lui-même. Tous les autres ovules, plus jeunes, émigrent par le pédicule ectodermique chez les bourgeons engendrés par cet ascidiozoïde et s'ajoutent aux nouveaux éléments sexuels qui prennent naissance chez ces bourgeons mêmes. Ceux-ci à leur tour ne conserveront, de chaque masse ovarienne, que les deux ou trois ovules les plus volumineux qu'ils féconderont; ils chassent les autres chez les bourgeons qu'ils ont engendrés à leur tour. *Les ovules appartiennent ainsi au moins à trois ou quatre ascidiozoïdes issus l'un de l'autre, avant d'atteindre leur complet développement.*

Mais parfois les jeunes ovules, au lieu d'émigrer seulement chez les divers ascidiozoïdes dérivés directement de celui qui les porte, *se répandent dans tout le système vasculaire colonial*, entraînés plus ou moins loin et plus ou moins longtemps par les courants sanguins, *jusqu'au moment où ces courants les abandonnent chez un jeune ascidiozoïde quelconque de la colonie.* Ils seront fécondés chez ce dernier ou émigreront de nouveau jusqu'à ce qu'ils aient atteint leur maturité.

C'est ainsi que des ovules nés chez un ascidiozoïde de la colonie peuvent subir la presque totalité de leur évolution et être fécondés chez d'autres ascidiozoïdes quelconques de la colonie.

Enfin, outre l'étude du mode d'association des ascidiozoïdes d'une colonie, de leurs relations vasculaires, des migrations

successives des ovules et du cycle parcouru par chaque ascidiozoïde, j'ai encore suivi, dans la dernière partie de mon travail, l'évolution complète des glandes génitales et la fécondation. J'ai établi les relations entre la reproduction sexuelle et la reproduction agame et montré quels rapprochements les Botryllidés présentent sous ce rapport avec les Salpes et les Pyrosomes (p. 210 et 322). J'ai montré que les œufs d'un adulte sont fécondés par les spermatozoïdes de cet adulte même, mais que l'*autofécondation* n'est qu'apparente, parce que ces œufs ont pris naissance chez un ascidiozoïde de la troisième ou quatrième génération précédente.

J'ai étudié également la différenciation de l'enveloppe des follicules testiculaires, celle des éléments de rebut (anciens éléments du testa) et des diverses membranes de l'œuf, et j'en ai suivi l'évolution jusqu'à la mise en liberté complète de la larve.

EXPLICATION DES FIGURES.

Lettres communes à toutes les figures.

C*d*, cavité digestive embryonnaire.
cp, diverticules latéraux de la vésicule endodermique primitive (*sacs péribranchiaux*).
E*ct*, ectoderme du bourgeon ou de la larve.
E*ct'*, ectoderme maternel.
E*d*, endostyle.
E*p*, diverticules postérieurs de la vésicule primitive (*tubes épicardiques*).
gh, glande hermaphrodite.
gn, ganglion.
m, épaississement médio-dorsal qui engendre les cellules mésodermiques.
O*b*, ébauche de l'ouverture branchiale.
O*c*, ébauche de l'ouverture cloacale.
ov, diverticule dorsal de la vésicule endodermique primitive (*organe vibratile embryonnaire*).
P*er*, péricarde.
V*b*, portion médiane de la vésicule primitive qui devient le sac branchial.
V*cl*, cavité cloacale.

PLANCHE I.

Bourgeons de Botryllus violaceus. — 2e Stade.

Figures 1 à 7. — 3e, 4e, 5e, 9e, 10e et 12e coupes au 200e d'une série de 15 fournie par un bourgeon de *B. violaceus* au second stade. Les coupes vont de la partie antérieure à la partie postérieure et perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur. Dans sa région antérieure la vésicule médiane V*b* présente deux diverticules latéraux *cp* avec lesquels elle communique encore largement dans la région moyenne du blastozoïde (fig. 4) (futurs sacs péribranchiaux).

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive terminé en cul-de-sac (fig. 2, 3 et 4) (organe vibratile embryonnaire).

E*p*, deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive (tubes épicardiques).

P*ed*, coupe du pédicule endodermique qui relie encore le blastozoïde au parent (fig. 7).

P*er*, partie la plus profonde de la vésicule primitive qui se détachera pour former le péricarde (fig. 7).

E*ct*, ectoderme du bourgeon en continuité avec celui du parent.

gh, glande hermaphrodite.

m, bande mésodermique.

Bourgeons de B. violaceus. — 3e Stade.

Fig. 7 à 12. — Cinq coupes d'un bourgeon de *B. violaceus* au 3e stade ; elles sont perpendiculaires à l'axe antéro-postérieur. — La vésicule endodermique du bourgeon a perdu ses relations avec la membrane péribranchiale du parent.

V*b*, vésicule médiane ou future cavité branchiale.

cp, les deux diverticules latéraux antérieurs de la vésicule médiane ou diverticules péribranchiaux. Ces deux diverticules s'ouvrent dans la vésicule médiane (fig. 12) et communiquent par suite ensemble dans la région moyenne du bourgeon.

V*cl*, portion indivise de la vésicule médiane dans laquelle s'ouvrent, d'une part, les deux diverticules péribranchiaux, d'autre part, les deux diverticules épicardiques E*p*. Cette portion indivise constitue la future cavité cloacale.

C*d*, partie profonde et ventrale de la vésicule médiane qui s'isolera pour donner le tube digestif.

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive (organe vibratile embryonnaire). Par suite des progrès du développement du blastozoïde (fig. 11 et 12) son ouverture postérieure primitive est juste au niveau de la fusion des deux diverticules péribranchiaux. Antérieurement, le diverticule se termine en cul-de-sac (fig. 9).

m, plaque mésodermique.

Fig. 14. — Coupe passant par les deux futures ouvertures d'un bourgeon âgé de *B. violaceus* et montrant le mode de formation de ces deux ouvertures O*b* et O*c*; les parois de l'évagination endodermique engendrent de la tunicine. — *ov*, organe vibratile coupé longitudinalement. — P*er*, péricarde isolé de la vésicule primitive.

PLANCHE II.

Bourgeons de B. violaceus. — 4e Stade.

Fig. 15 à 27. — 5e, 6e, 7e, 8e, 9e, 10e, 12e, 13e, 14e, 15e, 17e, 18e et 20e coupes d'une série de 30 fournie par le bourgeon tout entier. Elles sont perpendiculaires à l'axe antéro-postérieur.

cp, cavités péribranchiales distinctes de la figure 15 à la figure 23.

E*p*, deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive qui continuent les diverticules péribranchiaux et dont se coiffe l'intestin (sacs épicardiques).

V*b*, vésicule branchiale (fig. 15 à 23).

C*d*, sa partie postérieure qui se différencie en tube digestif (fig. 23 à 27).

V*cl*, portion moyenne de la vésicule primitive qui ne prend part ni à la formation des sacs péribranchiaux ni à celle des sacs épicardiques. Cette portion moyenne se divise en deux parties : une dorsale qui sera la cavité cloacale; une ventrale, qui se sépare progressivement de la précédente (fig. 23 à 26) pour constituer la portion œsophagienne du tube digestif.

P*er*, péricarde complètement isolé de la vésicule primitive (fig. 23 à 26).

m, cellules mésodermiques qui se détachent de l'épaississement ectodermique médio-dorsal.

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive (*org. vibratile embryonnaire*).

Il communique encore avec celle-ci (fig. 23) là où il a pris naissance. S'étend d'arrière en avant, sous l'ectoderme (fig. 22, 21, 20, 19, 18) et débouche à la partie antérieure de la future chambre branchiale (fig. 17) tout près de l'ébauche de l'ouverture branchiale O*b*.

Fig. 28. — Bourgeon de *Botrylloïdes rubrum* au 3e stade (*Voir l'expl. de cette figure p.* 368).

PLANCHE III.

Blastozoïde de B. Smaragdus. — 5e Stade.

Fig. 30 à 40. — 10 coupes successives de la partie antérieure du bourgeon; elles sont un peu obliques par rapport à l'axe médio-dorsal.

E*ct*, ectoderme du blastozoïde.

m, cellules mésodermiques qui se détachent de l'épaississement médio-dorsal.

V*b*, vésicule branchiale. — V*cl*, chambre cloacale.

Le tube digestif C*d* est maintenant entièrement séparé de la vésicule cloacale V*cl* et se présente comme le prolongement direct du sac branchial V*b*.

B*l*, épaississement de la membrane péribranchiale externe, rudiment d'un nouveau bourgeon (fig. 40). La coupe n'est pas tout à fait perpendiculaire à l'axe médio-dorsal et passe en même temps par l'ébauche de l'ouverture cloacale O*c*.

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive (futur organe vibratile), s'ouvre encore antérieurement dans la chambre branchiale (fig. 30), mais se termine en cul-de-sac à sa partie postérieure (fig. 37).

O*c*, ébauche de l'ouverture cloacale. — V*e*, tube vasculaire sous-endostylaire. — E*d*, endostyle.

Fig. 41. — Coupe d'un bourgeon du même âge que le précédent (appartenant au même *cormus*); elle passe par l'axe antéro-postérieur du bourgeon et intéresse le diverticule dorsal (organe vibratile) dans toute sa longueur; son ouverture postérieure n'existe plus, mais il s'ouvre antérieurement dans la cavité branchiale V*b*.

Fig. 39. — Coupe d'une jeune larve de *Botrylloïdes prostratum*. (*En voir l'explication à la suite de celle de la fig. 44, Pl. IX.*)

Fig. 41*b*. — Coupe tangentielle du ganglion nerveux de *B. violaceus*, passant par les racines des principaux nerfs.

np, nerfs péricoronaux; — *ns*, nerfs siphonaux antérieurs.

nd, nerfs du tube digestif? — *ncl*, nerfs du cloaque.

DÉVELOPPEMENT DES BOURGEONS DU BOTRYLLOIDES RUBRUM.

PLANCHES IV et V.

Fig. 72, Pl. VI. — 1er *stade.* — *Bl*, diverticule de la membrane péribranchiale coiffé de l'ectoderme maternel, qui constitue la vésicule endodermique primitive d'un bourgeon.

Fig. 56, 57 et 58 (Pl. IV); — fig. 59 et 60 (Pl. V.); 2e *stade.* — 5e, 6e, 7e, 9e, et 11e coupes de la série.

V*b*, vésicule branchiale.

cp, diverticules péribranchiaux distincts dans la région antérieure

(fig. 56, 57 et 58); ouverts dans la vésicule primitive, dans la région moyenne du bourgeon (fig. 59).

Ep, deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive (fig. 60); ce sont les *sacs épicardiques*.

Cd, partie profonde de la vésicule primitive qui formera le tube digestif.

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive (fig. 58); s'avance vers la partie antérieure du bourgeon et se termine en cul-de-sac (fig. 56) (*organe vibratile*).

m, cellules mésodermiques qui se détachent de l'épaississement ectodermique médio-dorsal.

gh, glande hermaphrodite.

Fig. 61. — Coupe longitudinale d'un jeune bourgeon du même âge.

P*erb*, membrane péribranchiale externe du parent qui a engendré la vésicule endodermique du bourgeon.

E*ct*, ectoderme du bourgeon qui se continue avec celui du parent E*ct'* par le pédicule P*d*.

gh, divers éléments sexuels qui émigrent du jeune chez le bourgeon.

cp, sac péribranchial.

V*b*, vésicule branchiale coupée longitudinalement.

P*er*, diverticule péricardique.

Fig. 42 à 55, Pl. IV. — 3e *stade*. — 1e, 2e, 3e, 4e, 5e, 6e, 7e, 8e, 9e, 13e, 14e, 15e, 16e, 17e et 18e coupes de la série. Elles sont un peu obliques par rapport à l'axe antéro-postérieur.

E*ct*, ectoderme. — V*e*, tube valvulaire sous-endostylaire (fig. 48).

m, cellules mésodermiques. — V*b*, chambre branchiale.

cp, cavités péribranchiales, libres dans toute la partie antérieure du bourgeon (fig. 43, 44, 45, 46 et 47); s'ouvrent encore dans la région moyenne de la vésicule médiane (fig. 48).

E*p*, deux diverticules postérieurs de la vésicule primitive (fig. 49 à 54); *sacs épicardiques*.

V*cl*, portion moyenne et indivise de la vésicule primitive dans laquelle s'ouvrent les diverticules péribranchiaux et les sacs épicardiques: c'est la future *cavité cloacale* (fig. 48).

ov, diverticule dorsal de la vésicule primitive. Son ouverture primitive existe encore (fig. 47). S'ouvre également à la partie antérieure de la vésicule branchiale (fig. 42). Sa section se montre sur six coupes successives (fig. 42 à 47).

C*d*, partie profonde de la vésicule branchiale qui donnera le tube digestif.

P*er*, péricarde maintenant complètement isolé de la cavité primitive.

Fig. 28, Pl. II. — Coupe d'un bourgeon du même âge par l'axe antéro-postérieur et intéressant le diverticule dorsal O*v* selon sa longueur. La coupe montre les deux ouvertures de ce dernier.

O*c*, ébauche de l'ouverture cloacale. — O*b*, ébauche de l'ouverture branchiale.

V*e*, tube vasculaire sous-endostylaire. — P*d*, pédicule ectodermique reliant le bourgeon au parent.

Fig. 80, Pl. VII, — 4e *stade*. — Coupe de la portion moyenne du bourgeon, à peu près perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur. La portion œsophagienne *cd* du tube digestif vient de se séparer du reste *cl* de la vésicule primitive qui constitue la cavité cloacale; la cavité branchiale est complètement séparée des sacs péribranchiaux et des sacs épicardiques et se continue directement par le tube digestif. — Les deux sacs épicar-

diques Ep se montrent la continuation des sacs péribranchiaux; l'extrémité du tube digestif perce celui de gauche pour déboucher dans la cavité cloacale.

DÉVELOPPEMENT DE LA LARVE.

PLANCHE V.

Larve de B. violaceus.

Premier stade (Voir Pl. VII, explication de la fig. 78, et Pl. IX, celle des fig. 85 à 88).

Fig. 66, 67, 68 et 69. — 2e *stade.* — 10e, 11e, 12e et 13e coupes successives d'une série de 24 fournie par une très jeune larve; elles vont de la partie postérieure à la partie antérieure et sont à peu près perpendiculaires à l'enroulement de la corde. La vésicule endodermique possède quatre diverticules :

1° Un diverticule dorsal *ov* (rudiment de l'organe vibratile) (fig. 66, 67, 68 et 69) qui commence à la 10e coupe de la série (f. 66) et se termine en cul-de-sac à la 18e coupe, un peu après la coupe de la figure 69 qui n'est que la 13e de la série.

2° Un diverticule ventral P*er* qui est le péricarde (fig. 68).

3° Deux diverticules latéraux *cp* (futurs sacs péribranchiaux).

Fig. 70 et 71. — 4e *stade.* — Elles représentent deux coupes successives qui passent par la région moyenne de la larve, perpendiculairement à son axe antéro-postérieur. Le diverticule *ov* a perdu sa communication postérieure avec la vésicule primitive et se termine en cul-de-sac (fig. 70), tout près de l'endroit où les deux sacs péribranchiaux se fusionnent dorsalement. C'est la section des parois du cul-de-sac qu'on voit en *ov* (fig. 70).

B*l*, épaississement de la membrane péribranchiale, qui se renflera pour produire la vésicule endodermique du premier bourgeon.

PLANCHE VI.

Larve de B. violaceus (suite).

Fig. 73, 74 et 75. — 3e *stade.* — 7e, 8e et 13e coupes de la série fournie par la larve entière. Les coupes sont perpendiculaires à l'enroulement de la corde et vont de la partie antérieure à la partie postérieure.

Le tube dorsal possède encore son ouverture primitive *ov* (fig. 75) qui se trouve maintenant au voisinage de l'ouverture cloacale. Ce tube se continue en avant (fig. 74 et 73) et vient s'ouvrir dans la chambre branchiale (fig. 73, O*v*). Ce tube s'étend parallèlement à la chaîne nerveuse *gn*.

s, sillon ectodermique qui s'étend de l'ébauche de l'ouverture branchiale O*b* (fig. 73) à celle de l'ébauche cloacale O*c* (fig. 75) et au fond duquel débouchent ces deux ouvertures.

Le péricarde P*er* est complètement distinct de la cavité primitive. L'extrémité postérieure de la vésicule branchiale se différencie en tube digestif C*d* (fig. 75).

s', *s'*, sillons ectodermiques (fig. 74) qui sont le début de la formation des ampoules ectodermiques larvaires.

Fig. 76 et 77. — Deux coupes voisines (14[e] et 16[e]) d'une larve du même âge que la précédente. Ces coupes passent selon une direction perpendiculaire à celle des trois figures précédentes. Elles montrent :

1° Le tube dorsal *ov* (*organe vibratile embryonnaire*) sectionné dans sa longueur avec ses deux ouvertures (fig. 76).

2° La chaîne nerveuse *gn* qui lui est parallèle avec la vésicule des sens Vs coupée seulement par une extrémité (fig. 77).

3° La corde dorsale sectionnée, selon sa longueur et les différentes membranes larvaires.

E*ct'*, ectoderme maternel; — E*ct*, ectoderme de la larve; — P*erb*, membrane péribranchiale maternelle qui a été déchirée par la larve ainsi que le follicule externe F pour s'échapper dans la cavité péribranchiale; — *ca*, cellules axiles de la corde; — *cc*, cellules contractiles de la corde; — *tn*, tube nerveux étendu sur la face dorsale de la corde.

Fig. 72. — Coupe d'une larve de *Botrylloïdes rubrum* qui vient de se fixer et dont la queue est en dégénérescence déjà avancée.

B*l*, diverticule de la membrane péribranchiale qui constituera la vésicule endodermique primitive du premier bourgeon.

c, cœur. — *f*, follicule interne.

FORMATION DES COLONIES ET SYSTÈME VASCULAIRE COLONIAL.

PLANCHE VII.

Fig. 62. — Jeune colonie de *Botryllus Schlosseri* constituée par un ascidiodème unique. — B^2, blastozoïde de 2[e] génération, celui qui a été engendré par la larve.

B^3, deux blastozoïdes de 3[e] génération.

B^4, quatre blastozoïdes de 4[e] génération.

V*p*, vaisseau périphérique colonial. — *amp*, ampoules vasculaires périphériques.

Fig. 63. — Colonie de *B. Schlosseri* comprenant deux ascidiodèmes et un blastozoïde en dégénérescence.

B^2, blastozoïde de 2[e] génération en dégénérescence.

B^3, deux blastozoïdes adultes de 3[e] génération.

B^4, quatre blastozoïdes de 4[e] génération. Leur membrane péribranchiale externe présente à droite et à gauche un épaississement qui est le rudiment d'un nouveau bourgeon.

V*p*, vaisseau périphérique colonial.

Fig. 78. — Différentes enveloppes d'une jeune larve de *Botrylloïdes prostratum* encore dans l'organisme maternel et dont les trois feuillets sont différenciés.

E*ct'*, ectoderme maternel et P*erb*, membrane péribranchiale maternelle entre lesquels est enfermée la larve.

F, follicule externe de la larve; *f*, son follicule interne, formé par dédoublement de l'externe.

r, cellules de rebut; — *ch*, corde dorsale et *tn*, tube nerveux de cette dernière.

tq, tunique en formation, comprise entre l'ectoderme larvaire E*ct* et le follicule interne *f*.

Fig. 80. — Bourgeon de *Botrylloïdes rubrum* (4e stade); en voir l'explication à la page 368.

Fig. 81. — Coupe à travers une jeune glande mâle de *B. violaceus* qui présente deux lobes et le conduit déférent en formation. Les cellules périphériques ne diffèrent pas des plus internes.

Fig. 82. — Coupe d'une glande un peu plus âgée. Les cellules les plus externes sont devenues fusiformes : elles se différencient pour constituer l'enveloppe *f'* de la glande; en avant, elles se continuent par le canal déférent *df*.

Fig. 83. — Coupe d'une glande adulte; le déférent *df* est ouvert dans la cavité péribranchiale et ses parois se continuent par de très fines cellules fusiformes qui forment l'enveloppe *f'* de la glande.

E*ct'*, ectoderme maternel qui recouvre la glande sur sa face externe; — P*erb*, membrane péribranchiale maternelle externe, percée pour constituer l'ouverture du déférent.

Fig. 84. — Coupe longitudinale d'une papille adhésive appartenant à une larve de *Botrylloïdes prostratum* qui vient de se fixer. — E*ct*, ectoderme de la larve; — G, cellules glandulaires de la papille; leurs prolongements ont traversé la couche de tunicine *tq* et leur produit gélatineux s'est étalé à la périphérie.

PLANCHE VIII.

Fig. 64. — Colonie de trois Ascidiozoïdes adultes (*B. Schlosseri*), vue par sa face ventrale.

Les deux Ascidiozoïdes de 3e génération B^3 et B'^3 sont en dégénérescence.

B'^3 n'a produit qu'un seul Ascidiozoïde B^4 maintenant adulte, avec lequel il est directement en relation vasculaire par le tube P*d''*.

B^3 est accompagné de ses deux blastozoïdes normaux B^4 (à gauche) avec chacun desquels il communique encore par les pédicules ectodermiques primitifs P*d* et P*d'*.

B'^3, en dégénérescence présente encore : 1° son tube vasculaire sous-endostylaire V*e''* qui se jette dans le tube périphérique et est anastomosé avec le tube sous-intestinal V*i* et le tube sous-endostylaire V*e* de B^4 de droite; 2° son tube vasculaire sous-intestinal V*i''*.

V*e'* et V*i'*, tubes vasculaires du blastozoïde B^3 en dégénérescence et qui sont respectivement en continuité avec ceux du blastozoïde B^2 entièrement disparu de la colonie.

Le premier s'anastomose avec le tube intestinal V*i* du blastozoïde B^4 de gauche de la figure et avec V*i''* du blastozoïde B'^3 en dégénérescence.

V*e* et V*i*, tube vasculaire sous-endostylaire et tube vasculaire sous-intestinal de chacun des blastozoïdes adultes B^4.

ve, tube vasculaire sous-endostylaire de chacun des jeunes bourgeons B^5 de 5e génération. Leur tube sous-intestinal n'est pas encore développé. Leur membrane péribranchiale externe présente à droite et à gauche un épaississement qui est le rudiment d'un nouveau bourgeon.

pd, pédicule ectodermique qui relie chaque bourgeon B^5 au parent.

Fig. 65. — Colonie de *Botryllus Schlosseri*, à peu près du même âge que la précédente, mais dont le développement s'est effectué normalement et

qui comprend quatre ascidiodèmes. — Chaque ascidiodème comprend un adulte B^4, deux bourgeons plus jeunes B^5, et chacun de ceux-ci en porte lui-même deux autres encore très réduits B^6.

B^3 et B'^3, les deux Ascidiozoïdes de 3e génération en dégénérescence très avancée; — *Vi'* et *Ve'*, les deux tubes vasculaires primitifs de B^3; — P*d*, leur pédicule ectodermique; — *Ve''* et *Vi''*, vaisseau sous-endostylaire et vaisseau sous-intestinal de B'^3.

B^4, quatre Ascidiozoïdes adultes (4e génér.) chacun avec son tube sous-endostylaire V*e* et son tube sous-intestinal V*i* (en haut et à gauche de la figure).

B^5, huit Ascidiozoïdes de 5e génération portés deux par deux par chacun de ceux de la génération précédente.

pd (à gauche de la figure), pédicule ectodermique qui relie chacun de ces jeunes bourgeons au parent.

ve (à gauche de la figure), leur tube vasculaire sous-endostylaire déjà formé et ouvert dans le tube périphérique.

Les quatre Ascidiozoïdes B^5 situés sur le trajet des gros vaisseaux des Ascidiozoïdes en dégénérescence reçoivent de ces derniers une plus grande quantité de matériaux nutritifs et sont plus développés que les quatre autres de même génération.

PLANCHE IX.

Fig. 85. — Coupe passant par la partie postérieure d'une jeune larve de *Botrylloïdes prostratum* dont la cavité entérique est encore unique (la même larve est représentée fig. 78); elle montre la section *tn* du tube nerveux et ses rapports avec l'ectoderme E*ct* et l'endoderme E*nd*.

Fig. 86. — Coupe parallèle à la précédente dans une région un peu plus antérieure; la gouttière formatrice du tube nerveux n'est pas encore fermée.

Fig. 87. — Coupe parallèle aux précédentes et encore un peu plus antérieure; les parois de la gouttière se sont profondément invaginées et se sont dilatées pour constituer une vésicule sensorielle V*s'* qui à ce stade s'ouvre encore dans la gouttière nerveuse.

Fig. 88. — V*s*, seconde vésicule sensorielle adjacente à la précédente, complètement close et reliée à l'ectoderme par un pédicule plein. Dans l'intérieur de la cavité, une cellule qui se détache des parois et dans laquelle se développe une tache pigmentaire à côté de son noyau.

Fig. 89. — Deux jeunes ovules de *B. violaceus* (2e *stade*). La vésicule germinative de celui de gauche renferme un amas chromatique volumineux au voisinage du muléole; un autre amas chromatique *r* situé dans l'intérieur du vitellus.

Des cellules mésodermiques viennent s'accoler à la périphérie de ces deux ovules.

Fig. 90. — Ovule de *B. violaceus* un peu âgé que le précédent (3e *stade*). — Gros grains de chromatine à la périphérie interne de la vésicule germinative. — Deux cellules de rebut *r* en voie de différenciation dans l'intérieur du vitellus.

Quelques-unes des cellules périovulaires se sont soudées par leurs bords et constituent une membrane encore incomplète F à l'œuf.

Fig. 91. — Portion périphérique d'un œuf de *B. violaceus* à un stade plus

avancé que le précédent (4e *stade*). — Les cellules périovulaires deviennent de plus en plus globuleuses et forment une membrane continue F (follicule primitif).

Au-dessous d'elle, les cellules de rebut continuent à se différencier.

Fig. 92. — Une portion d'un œuf de *B. violaceus* encore plus âgé (5e *stade*). — Les cellules périovulaires devenues cubiques prolifèrent activement et en donnent de nouvelles *f* qui s'interposent entre les externes et le vitellus et constitueront le *follicule interne.*

r, cellules de rebut.

A gauche de la figure, l'action de l'alcool a fait séparer les cellules intermédiaires *f* des cellules externes et des cellules de rebut. — A droite de la figure, ces divers éléments sont dans leur position normale.

Fig. 93. — Œuf de *B. violaceus* (6e *stade*). — Les cellules engendrées par le *follicule primitif* se sont disposées en deux assises continues :

F, follicule externe et *f*, follicule interne.

r, cellules de rebut formant une assise plus ou moins régulière à la périphérie du vitellus.

Fig. 94. — Coupe d'un très jeune embryon de *Botrylloïdes prostratum.*

Il est renfermé entre l'ectoderme maternel E*ct'* et la membrane péribranchiale maternelle P*erb.*

F, follicule externe; *f*, follicule interne.

r, cellules de rebut réparties de plus en plus irrégulièrement à mesure que l'embryon grossit.

E*ct*, ectoderme de la larve.

Fig. 39 (Pl. III). — Coupe d'un embryon de *B. prostratum* un peu plus âgé que le précédent et dont la cavité entérique est constituée.

F, follicule externe; *f*, follicule interne.

C*h*, corde dorsale en formation; — *r*, cellules de rebut qui se concentrent autour de la corde dorsale.

E*ct*, feuillet ectodermique larvaire.

C*ent*, cavité entérique.

(Les enveloppes maternelles n'ont pas été représentées.)

Fig. 95. — Portion d'une coupe de larve de *B. prostratum* passant par l'origine de la corde pour montrer les différentes membranes. Cette coupe et celle de la figure 78 ont été fournies par la même larve.

F, follicule externe; *f*, follicule interne.

E*ct*, ectoderme larvaire; il s'aplatit à la surface de la corde.

ca, cellules axiles de la corde; *cc*, son assise de cellules contractiles.

E*nd*, endoderme larvaire; — *r*, cellules de rebut.

Fig. 96. — Cellule de rebut de la larve précédente à un fort grossissement, montrant son contenu vésiculeux et son noyau qui fixe très faiblement le carmin et se montre presque dépourvu de chromatine.

NOTE ADDITIONNELLE.

Le mémoire précédent, déposé à la Sorbonne dans les premiers jours du mois de mars et achevé d'imprimer à la fin d'août, n'a pu être publié qu'au mois de décembre suivant par suite de retards imprévus dans la confection des planches. — L'impression en était terminée quand ont paru deux nouveaux mémoires relatifs au développement des Botrylles. Le premier, de quelques pages seulement, est dû à HJORT de Christiania (1); l'auteur y étudie le développement des principaux organes chez des bourgeons de Botrylles qu'il n'a pas déterminés spécifiquement et en outre l'origine de l'*organe vibratile* chez les larves de *Distaplia magnilarva*.

Le second mémoire, plus important que le précédent (24 pages et 3 planches), a pour auteur ASAJIRO OKA (2), qui a commencé ses recherches aux laboratoires de Misaki et de Tokio au Japon, et les a continuées à Fribourg.

Je ne puis me dispenser de présenter une analyse rapide des points essentiels de ces deux mémoires, d'abord parce qu'ils confirment certains résultats auxquels je suis arrivé de mon côté, et aussi pour ne pas laisser attribuer à ces auteurs la priorité qu'ils croient avoir dans certaines recherches qui ont été déjà publiées dans ces deux dernières années et dont ils ne paraissent pas avoir eu connaissance.

Les points étudiés à la fois par *Hjort* et *Oka* sont : l'origine de la vésicule primitive du bourgeon, le développement des différentes cavités du corps, celui de l'organe vibratile et du système nerveux. Oka a fait de plus quelques observations sur la formation des colonies, la fécondation et le cycle de l'évolution des Ascidiozoïdes.

(1) *Zum Entwicklungscyclus der Zusammengesetzten Ascidien*, von G. Hjort (*Zool. Anzeiger*, n° 401, 12 septembre 1892).

(2) *Ueber die Knospung der Botrylliden*, von Asajiro Oka (*Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, 3e fasc., octobre 1892, p. 521-544).

§ 1. *Origine de la vésicule primitive.* — Pour Hjort, le premier rudiment du bourgeon consiste en deux lames épithéliales, *toutes deux d'origine ectodermique*, parce que, dit-il, « la cavité péribranchiale de la larve provient de l'ectoderme, conformément aux observations de Kowalevsky sur les Ascidies simples et de V. Beneden chez les Clavelines ».

Dans l'exposé de mes propres recherches j'ai beaucoup insisté sur la présence, chez les larves, d'un sillon ectodermique médio-dorsal qui s'étend de l'ébauche de l'ouverture cloacale à celle de l'ouverture branchiale (p. 80 et 84). J'ai montré que ce sillon n'est que le reste de l'invagination ectodermique du fond de laquelle s'est détaché le tube nerveux primitif ; que c'est au fond de ce sillon que s'ouvrent les deux évaginations de la membrane interne qui constitueront les deux ouvertures larvaires, et que par suite ce sillon prend part tout juste à la confection des siphons branchiaux et cloacaux, sans jamais s'invaginer profondément pour constituer la cavité péribranchiale ; celle-ci est constituée tout entière aux dépens de la vésicule endodermique primitive de la larve.

Ce sont très vraisemblablement les deux siphons larvaires que Hjort a considérés comme deux invaginations destinées à produire les sacs péribranchiaux, si toutefois ce naturaliste a observé des larves de Botrylles, car dans son mémoire il ne consacre pas un mot à l'étude de ces larves et paraît se baser uniquement sur les observations de Kowalevsky et de V. Beneden pour affirmer que la cavité péribranchiale est d'origine ectodermique.

Oka qui n'a étudié que les bourgeons et non les larves, se contente de dire que la vésicule primitive interne du bourgeon dérive de la paroi péribranchiale du parent, sans s'occuper de la nature du feuillet primitif de la larve qui a engendré cette paroi.

§ 2. *Formation des diverses cavités du corps.* — Hjort et Oka s'accordent avec moi pour faire dériver le sac branchial, le tube digestif et le sac péribranchial de la vésicule interne

primitive, ainsi que Metschnikoff et Della Valle l'ont vu d'ailleurs depuis longtemps. — Il est à remarquer que pour Hjort, tous ces organes se trouvent être d'origine ectodermique chez le bourgeon, tandis que le tube digestif et le sac branchial sont endodermiques chez la larve; c'est une conséquence de son erreur sur le développement des sacs péribranchiaux de l'oozoïde.

Le processus que décrit ce même naturaliste pour la formation de la cavité péribranchiale du bourgeon est le même que celui que j'ai décrit moi-même : il établit qu'elle se sépare par deux invaginations de la vésicule primitive et qu'elle se présente comme une selle placée sur la face dorsale de la vésicule médiane dont elle se sépare progressivement (figure de la p. 30). Pour Hjort comme pour moi, la vésicule primitive ne se divise donc jamais en trois autres absolument distinctes; les deux sacs latéraux ne se montrent jamais complètement indépendants l'un de l'autre pour se fusionner de nouveau dans leur région dorsale, contrairement à ce qu'ont décrit Metschnikoff et Della Valle et contrairement à ce que décrit encore Oka à la suite d'observations évidemment trop superficielles.

Ni Oka ni Hjort n'ont attribué à la cavité unique dans laquelle s'ouvrent les deux sacs péribranchiaux sa signification de *cavité cloacale*. Quant aux deux prolongements postérieurs de cette cavité qui sont les homologues des *tubes épicardiques* des Ascidies polycliniennes, Oka seul en a constaté la présence, mais sans en voir encore la véritable nature.

Ce même naturaliste a vu également le tube cardiaque se détacher de très bonne heure de la vésicule primitive du bourgeon; *l'organe réfringent* (qu'il appelle glande rectale et sur la nature de laquelle il ne se prononce pas) et le *cæcum* sont de même produits par des diverticules du tube digestif primitif.

C'est, comme on le voit, la confirmation des résultats auxquels je suis arrivé moi-même sur ces trois points (*p. 91 et suivantes*).

§ 3. *Développement de l'organe vibratile et du système nerveux.* — Oka fait dériver comme moi l'organe vibratile d'un tube qui prend naissance aux dépens de la vésicule primitive et qui, à un moment donné, s'ouvre antérieurement dans la vésicule branchiale et postérieurement dans la cavité unique qui continue les deux sacs péribranchiaux; cette dernière ouverture s'oblitère dans la suite.

Toutefois le processus décrit par Oka est erroné en ce sens qu'il croit que le tube *s'ouvre d'abord dans la cavité branchiale, puis dans la cavité cloacale*, tandis que c'est l'inverse qui a lieu: la partie de la vésicule primitive qui s'évagine pour engendrer le tube de l'organe vibratile, devient en effet la cavité cloacale, *et le tube s'avance peu à peu de la partie médiane vers la partie antérieure du bourgeon* pour s'ouvrir finalement dans la cavité branchiale. La série des figures 1 à 40 et 42 à 58 fournies par des bourgeons, et les figures 66 à 77 fournies par les larves, ne laissent aucun doute à ce sujet. A défaut de ces observations directes qui démontrent l'erreur d'Oka, il est *a priori* bien invraisemblable qu'une ouverture se produise entre le tube et la cavité cloacale pour se refermer immédiatement après.

Hjort attribue une origine commune à l'organe vibratile et au ganglion. L'ébauche commune de ces deux organes est un diverticule dorsal de la partie moyenne de la vésicule primitive. Ce diverticule s'allonge et s'ouvre secondairement à la partie antérieure et dorsale du futur sac branchial, tandis qu'un peu plus tard l'ouverture postérieure s'oblitère et que l'antérieure persiste seule comme *hypophyse*.

Ce tube ainsi décrit par Oka et par Hjort est celui que j'ai décrit moi-même, il y a plus de deux ans, chez les bourgeons du *Botryllus violaceus* (1), au stade où il est ouvert à ses deux extrémités et que je considérais alors, ainsi que le fait Hjort à son tour, comme un tube nerveux primitif, influencé que j'étais par la lecture des travaux de Kowalevsky

(1) *Comptes rendus de la Société de Biologie*, séance du 7 juin 1890.

et de Sleliger qui lui attribuaient une semblable nature chez diverses autres espèces d'Ascidies composées.

Un peu plus tard (1), j'ai montré chez le *Botrylloïdes rubrum* et diverses espèces de *Botrylles* que ce tube n'avait rien de nerveux, qu'il engendrait uniquement la glande et le tube de l'organe vibratile, et j'ai donné pour le développement de ce tube trois stades absolument identiques à ceux que décrit aujourd'hui Hjort. Enfin (2), j'ai montré que le développement de l'organe vibratile, tel que je l'avais décrit chez les Botryllidés, était le même chez les bourgeons des diverses autres familles d'A. composées, les Polyclinidés, les Didemnidés, les Diplosomidés, les Pérophores et les Clavelines.

Cette question de priorité établie, tout en regrettant que Hjort et Oka n'aient pas pris connaissance des travaux publiés sur les A. composées pendant ces deux dernières années, je suis heureux de voir ces deux naturalistes confirmer les résultats auxquels je suis arrivé sur l'origine, naguère si obscure et si controversée, de l'organe vibratile, abstraction faite toutefois de la nature ectodermique que Hjort attribue à cet organe.

Mais où je me trouve en complet désaccord avec ce dernier naturaliste, c'est quand il dit que la face inférieure du tube primitif de l'organe vibratile s'épaissit pour constituer le ganglion du bourgeon. J'ai exposé longuement (p. 112), pour quelles raisons j'ai été amené à croire que le système nerveux d'un bourgeon est dû à la prolifération d'un filet nerveux en relation avec le ganglion de l'Ascidiozoïde progéniteur; que si, chez les bourgeons, l'étude des coupes laisse croire parfois à une connexion intime des parois du tube et des cellules du ganglion en formation, le développement de la larve montre au contraire avec la dernière évidence : 1° Que

(1) *Développement du système nerveux et du pavillon vibratile chez les Botrylles et les Botrylloïdes* (*Bull. de la Soc. philom. de Paris*, t. III, n° 3, 1891).

(2) *Développement de l'organe vibratile chez les Ascidies composées* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1er février 1892).

le tube nerveux est définitivement constitué *alors qu'il n'y a pas encore de traces du tube de l'organe vibratile;* 2° que lorsque l'organe vibratile est au stade d'un simple diverticule de la *cavité endodermique primitive* de la larve, le tube nerveux, *produit précédemment par l'ectoderme*, a perdu sa lumière et est devenu un cordon plein qui n'est même pas adjacent au tube de l'organe vibratile.

La connexion qu'il paraît y avoir chez les bourgeons entre l'organe vibratile et le ganglion n'est donc pas réelle; il n'y a entre ces deux organes qu'un simple rapport de position; ils tirent leur origine de deux feuillets différents et sont absolument indépendants l'un de l'autre.

Cette conclusion est également celle d'Oka; mais cet auteur fait dériver le système nerveux de l'épaississement épiblastique situé au-dessus de l'organe vibratile; je m'étais arrêté moi-même à cette opinion au début de mes recherches (1).

C'est qu'en effet les coupes de cet épaississement chez les très jeunes bourgeons, font bien croire à un cordon nerveux primitif et les figures qu'en a données Oka ressemblent exactement à celles que j'ai dessinées moi-même (pl. I à IV). Mais en suivant l'évolution de cet épaississement ectodermique, on voit des cellules s'en détacher, émigrer à droite et à gauche de l'organe vibratile rudimentaire et former des traînées ininterrompues étendues de l'épaississement épiblastique jusqu'aux glandes sexuelles, auxquelles ces traînées s'ajoutent; d'autres de ces cellules se différencient en muscles ou se répandent dans les cavités sanguines pour constituer les globules primitifs du sang.

C'est donc à tort que Oka, qui a parfaitement vu ces cellules se détacher de l'épiblaste, croit qu'elles vont se concentrer sous l'organe vibratile pour former le ganglion; ce sont elles qui engendrent, outre une portion des glandes génitales, les fibres musculaires et ces jeunes globules du sang que

(1) *Bull. de la Soc. philomathique de Paris*, t. III, n° 3, 1891.

Oka a observés et dont il avoue n'avoir pu trouver l'origine.

Hjort essaye de confirmer l'origine commune du ganglion et de l'organe vibratile chez les bourgeons, par ce qu'il a observé chez les larves de *Distaplia magnilarva* et par ce que son ami Willey a vu chez celles de *Ciona intestinalis* (1). Ces deux auteurs décrivent chez ces larves *un tube nerveux primitif* qui se termine en avant par la vésicule sensorielle et dont un épaississement des parois engendre le ganglion définitif, tandis que la partie antérieure de ce tube persiste comme pavillon de l'organe vibratile. Hjort arrive alors à cette conséquence que *chez les larves l'organe vibratile est un reste du tube nerveux primitif* formé par invagination du feuillet épiblastique, tandis que chez les bourgeons *il est une dépendance de la vésicule branchio-intestinale primitive*. Je doute beaucoup de l'exactitude de ces dernières observations de Hjort et de Willey, bien que je n'aie pas étudié les larves de *Distaplia* et de *Ciona;* mais ce que j'ai vu moi-même d'abord chez les bourgeons et les larves des Botrylles, puis chez les bourgeons de différentes autres familles (Polyclinidés, Diplosomidés, Didemnidés, Pérophores et Clavelines) chez lesquels *l'organe vibratile est toujours un diverticule de la vésicule endodermique primitive*, les stades si nets et si démonstratifs que m'ont fournis les larves de Botrylles (Pl. V et VI), m'autorisent suffisamment à n'accepter les résultats de Willey et de Hjort qu'avec la plus grande réserve, en attendant la publication détaillée de leurs recherches et de leurs dessins.

§ 4. La dernière partie du mémoire d'Oka est consacrée à quelques observations qu'il a faites sur la formation des colonies, la fécondation et le cycle de l'évolution des Ascidiozoïdes.

Relativement à la formation des colonies, Oka a pris comme point de départ le premier système à quatre individus et a trouvé, ainsi que je l'ai décrit moi-même, *que la*

(1) *On the development of the Hypophysis in the Ascidians* (*Zool. Anzeiger*, n° 400, 12 septembre 1892).

blastogénèse normale consiste dans la production de deux bourgeons, l'un à droite, l'autre à gauche de l'Ascidiozoïde progéniteur. (1)

Il a observé de même que très souvent des jeunes bourgeons s'arrêtent de bonne heure dans leur développement, et a trouvé que dans ce cas l'atrophie atteint toujours le bourgeon du côté gauche et jamais celui du côté droit. Cette loi ne doit pas être considérée comme générale; l'atrophie résulte toujours ou d'une disette de matériaux nutritifs ou de la présence d'un corps étranger qui s'oppose au libre développement du bourgeon, et j'ai toujours vu que cette atrophie se produisait indifféremment à droite ou à gauche.

Enfin Oka a observé, lui aussi, que quelquefois un Ascidiozoïde engendre plusieurs bourgeons de chaque côté et il cite même un cas où il en a trouvé six, placés symétriquement à droite et à gauche. Ces cas où la blastogénèse est plus active et que Oka regarde aussi comme anormaux, sont dus aux nombreuses atrophies de bourgeons qui se produisent au centre du cormus où les individus sont pressés les uns contre les autres, et la surabondance de matériaux nutritifs détermine alors une plus grande rapidité de la blastogénèse dans les régions périphériques, là où le cormus peut s'étendre librement.

Oka confirme donc les lois essentielles de la blastogénèse que j'ai énoncées moi-même (1).

Cette confirmation est d'autant plus intéressante à noter que les espèces étudiées par Oka proviennent des côtes du Japon, c'est-à-dire d'une station très éloignée de celle où j'ai étudié les miennes et où les conditions climatériques sont différentes.

Mais il m'est impossible de partager l'opinion que Oka s'est faite de la fécondation et du cycle de l'évolution des colonies. D'abord il n'a pas constaté ces phénomènes si remarquables de la migration des œufs à travers plusieurs

(1) *Sur la formation des colonies chez les Botryllidés* (*Bull. de la Soc. philomatique de Paris*, t. III, n° 2, 1891).

générations, phénomènes qui impriment aux colonies les caractères essentiels de leur évolution, et il a cru voir que la masse sexuelle d'un Ascidiozoïde est produite par les parois de la cavité péribranchiale. *Il n'a jamais observé d'oviducte ni de glandes testiculaires*, ce qui lui fait dire que ces dernières se développent seulement à la fin de l'évolution des colonies.

Les œufs se trouveraient mis en liberté dans l'eau et fécondés après la mort et la décomposition des colonies. Toutes celles-ci atteindraient le terme de leur évolution en même temps que meurent les zostères, au commencement du printemps ; la conservation de l'espèce serait assurée par les œufs qui ont survécu à la colonie et qui ont été fécondés dans l'eau ; les larves qui en proviennent fondent de nouvelles colonies qui couvrent les zostères à l'été suivant.

Ces différents résultats dénotent trop manifestement des observations incomplètes et superficielles pour qu'il soit possible d'attacher la moindre importance à la partie du Mémoire d'Oka relative à la fécondation et au cycle de l'évolution des colonies.

Nantes, 10 décembre 1892.

ERRATA.

Page 11, 29e ligne, *supprimer :* Pl. I, fig. 6,
— 26, *au lieu de :* fig. 14 et 15, *lire :* fig. 23.
— 44, *au lieu de :* fig. 59, *lire :* fig. 61.
— 65, 66, 67 et 68, *lire partout :* fig. 95, *au lieu de :* fig. 94.
— 84, *au lieu de :* fig. 71, Pl. V, *lire :* fig. 72, Pl. VI.
— 120 et 142, *au lieu de :* fig. de la page 30, *lire :* fig. de la page 155.
— 134 et 142, *au lieu de :* fig. 41, Pl. III, *lire :* fig. 14, Pl. I.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE (1).

1. Barrois. — Membranes embryonnaires des Salpes. — *J. Anatomie et Physiologie, Robin et Pouchet*, 1880, t. XVII.
2. Id. — Matériaux pour servir à l'histoire de l'Anchinie. — *J. Anatomie et Physiologie, Robin et Pouchet*, 1883.
3. Id. — Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie. — *J. Anatomie et Physiologie*, 1885.
4. Brooks. — Développement des Salpes. — *Bull. of the Museum of comparative Zoology*, 1876.
5. Id. — Origin of the Eggs in Salpa. — *Bulletin Museum of comparative Zoology*, 1882.
5. *bis*. — Anatomie et développement des Salpes. — *Stud. Biol. Hopkins*, t. III, 1886.
6. Chandelon. — Recherches sur une annexe du tube digestif des Tuniciers. — *Bulletin Acad. royale de Belgique*, t. XXXIX, 1875.
7. Davidoff. — Ueber die ersten Entwicklungsvorgange bei *Distaplia magnilarva*. — *Anat. Anz. Z. Jahrb.*, 1887.
8. Id. — Développement de l'œuf chez le *Distaplia magnilarva*. — *Mittheilungen Zool. St. Neapel*, 1889.
9. Della Valle. — Contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli, *Naples*, 1877; — Nuove contribuzioni....... *Atti della R. Accademia dei Lincei*, vol. X, 1881.
10. Id. — Recherches sur l'anatomie des Ascidies composées. — *Archives italiennes de biologie*, t. II, 1882.
11. Id. — Sur le bourgeonnement des *Didemnidés* et des *Botryllidés*. — *Archives italiennes de biologie*, t. II, 1882.
12. Id. — Sur le rajeunissement des colonies de *Diazona violacea*. — *Archives italiennes de biologie*, t. V, 1885.
13. Dönitz. — Ueber die sogenannte Chorda der Ascidienlarven. — *Arch. für Anatomie und Physiologie*, 1870.
14. Fol. — Étude des Appendiculaires du détroit de Messine. — *Mémoires Soc. Phys. Genève*, t. XXI, 1872.
15. Id. — Formation des œufs chez les Ascidies. — *J. de micrographie*, 1877.
16. Id. — Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. — *Recueil Zool. Suisse*, t. I, 1883.
17. Id. — Sur l'origine des cellules du follicule ou de l'ovule chez les Ascidies. — *Comptes Rendus Acad.*, 28 mai 1883, n° 96.
18. Ganin. — Neue Thatsachen aus der Entwick. der Ascidien. — *Zeitsch. Wiss. Zool.*, t. XX, 1870.

(1) Je n'indique ici que les travaux les plus récents sur les Tuniciers et tous ceux dont j'ai été amené à parler dans mon mémoire. On trouvera la liste bibliographique complète des Tuniciers, jusqu'en 1870, dans les *Recherches sur les Synascidies* de M. Giard (*Arch. zool. expér.*, t. I, 1872) et une seconde, plus récente, dans le volume des *Tuniciers* du *Challenger*. Roule a donné de son côté la bibliographie des Tuniciers de 1872 à 1884 (*Ann. des Sciences naturelles de Marseille*, 1884).

19. GEGENBAUR. — Ueber *Didemnum gelatinosum*. — *Archiv für Anat. Physiologie*, t. IV, 1862.
20. GIARD. — Étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. — *Arch. Zool. exp.*, 1872.
21. Id. — Recherches sur les Synascides. — *Arch. Zool. exp.*, 1872, t. I.
22. Id. — Sur la structure de l'appendice caudal de certaines larves d'Ascidies. — *C. R.* 1874, n° 78.
23. Id. — Note sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des *Luciæ*. — *C. R.*, n° 81, 1875.
24. Id. — Développement de l'*Astellium spongiforme*. — *C. R.*, n° 81, 1875.
25. Id. — Observations sur la coloration des Botrylles. — *Archives Zool. expérim.*, 1874.
25 *bis*. Id. — Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* et sur la pœcilogonie chez les Ascidies composées. — *C. R.*, 2 février 1891.
26. GROBBEN. — *Doliolum* und sein Generationswechsel. — *Arb. Zool. Instit. Wien.*, 1882.
27. HANCOCK. — On the Anatomy und Physiology of the Tunicaten. — *Journ. Linn. Soc. Zoology*, vol. IX, 1867.
28. HERDMANN. — Les Tuniciers du *Challenger*. — Vol. V et VI, 1883.
29. Id. — On the hypophysis gland in Tunicata. — *Nature*, XXIV, 1881.
30. Id. — The hypophysis cerebri in Tunicata and Vertebrata. — *Nature*, XXVIII, 1885.
31. Id. — On a new organ of respiration in the Tunicata. — *Proceedings Society Liverpool*, vol. XXXIX, 1884.
32. Id. — On the Test in Tunicata. — *Nature*, 1884.
33. O. HERTWIG. — Unters. über den Bau und die Entwick. des cellulose Mantels der Tunicaten. — *Jenaische Zeitsch.*, t. VII, 1871. — Beiträge zur Kenntniss des Baues der Ascidien. — *Même ouvrage.*
34. JOLIET. — Sur le développement du ganglion et du sac cilié chez les Pyrosomes. — *C. R.*, 1882.
35. Id. — Sur le bourgeonnement du Pyrosome. — *C. R.*, 1881.
36. Id. — Blastogénèse chez les Salpes et les Pyrosomes — *C. R.*, 1883, n° 96.
37. Id. — Études anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*. — Paris, 1888, in-8°.
38. HUXLEY. — Phil. Transact. of the Royal Soc. London, 1851.
39. JOURDAIN. — Sur la blastogénèse continue du *Botrylloïdes rubrum*. — *C. R.*, 26 novembre 1886.
40. Id. — Bourgeonnement du *Pseudodidemnum* et des *Diplosomidés*. — *C. R.*, 1885.
40 *bis*. Id. — De la déglutition chez les Synascidies. — *B. Soc. Philom.*, 8e série, t. IV, décembre 1891.
41. JULIN. — Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. Sur l'hypophyse et quelques organes qui s'y rattachent. — Deux communications. — *Archives de biologie*, t. II, 1881.
42. KOROTNEFF. — Knospung der Anchinia. — *Zool. Anzeiger*, 1883, n° 148.
43. Id. — Die Knospung der Anchinia. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, 1884.
44. KOWALEWSKY. — Entwicklung der einfachen Ascidien. — *Archiv. f. mik. Anatomie*, t. VII, 1871.
45. Id. — Ueber die Knospung der Ascidien (Amaroucium proliferum et Did. styliferum). — *Arch. mikr. Anatomie*, t. X, 1874.

46. Kowalewsky. — Développement du *Perophora Listeri*. — Traduit du russe par M. Giard dans *Revue des sciences naturelles de Montpellier*, 1875.
47. Id. — Entwicklung der Pyrosoma. — *Archiv. f. mikr. Anatomie*, t. XI, 1875.
48. Kritschagin. — Développement du *Botryllus auratus*. — En russe dans *Mémoires des naturalistes de Kiew*, t. III, 1874.
49. Krohn. — Ueber die Fortpflanzungsverhaltnisse bei den Botryllides. — *Arch. für Naturgeschichte*, 1869.
50. Id. — Ueber die fruheste Bildung des Botryllusstöckes. — *Arch. f. Naturgeschichte*, 1869.
51. Kuppfer. — Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthiere. — *Arch. mikr. Anatomie*, t. VI, 1868.
52. Id. — Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. — *Arch. mikr. Anatomie*, t. VIII, 1870.
53. De Lacaze-Duthiers. — Les Ascidies simples des côtes de France (étude de la Molgule). — *Arch. Zoologie expérim.*, t. III, 1874.
54. De Lacaze-Duthiers et Delage. — Étude préliminaire des Cynthiadés. *Arch. Zool. expérim.*, 1889.
55. Lahille. — Sur le système vasculaire colonial des Tuniciers. — *C. R.*, n° 104, 1887.
56. Id. — Sur le développement typique du système nerveux central des Tuniciers. — *C. R.*, n° 105, 1888.
57. Id. — Sur la classification des Tuniciers. — *C. R.*, n° 102, 1886.
58. Id. — Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. — *Thèse de doctorat*, in-8°, Toulouse, 1890.
59. Maurice et Schulgin. — Embryogénie de l'*Amaræcium proliferum*. — *Annales des sciences naturelles*, t. XVII, 1884.
60. Maurice. — Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroïdes aurantiacum*). — *Thèse de doctorat*, Liège, Impr. Vaillant-Carmanne, 1888.
61. Metschnikoff. — Ueber die Larven und Knospen von *Botryllus*. — *Bulletin de l'Acad. des sciences de Saint-Pétersbourg*, XIII, 1869.
62. Id. — Entwickl. der einfachen Ascidien. — *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. XXII, 1872.
63. H. Milne-Edwards. — Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. — *Mémoires de l'Académie des sciences*, vol. XVIII, 1839.
64. Bolle Lee. — Recherches sur l'ovogénèse et la spermatogénèse chez les Appendiculaires. — *Recueil zoologique suisse*, t. I, 1884.
65. Perrier (Edmond). — Les colonies animales et la formation des organismes. — Paris, 1881.
65 *bis*. Id. — Sur les services que l'embryogénie peut rendre à la classification. — *Bull. Soc. zoologique de France*, t. XIV, 1889.
66. Pizon. — Sur la présence d'un canal neurentérique chez les bourgeons de *Botryllus violaceus*. — *Société de biologie*, juin 1890.
67. Id. — Sur la blastogénèse chez les Botryllidés. — Sur la formation des colonies chez les Botryllidés. — *Bulletin Soc. philomathique de Paris*, 8e série, t. III, n° 2, 1891.
68. Id. — Développement du système vasculaire colonial chez les Botryllidés. — *Bull. Soc. philomathique*, 8e série, t. III, n° 4, 1891.
69. Id. — Sur la blastogénèse chez les larves d'*Astellium spongiforme*. — *C. R.*, janvier, 1891.

70. Pizon. — Observations sur le bourgeonnement de quelques Ascidies composées. — *C. R.*, février 1891.
71. Id. — Développement du système nerveux et du pavillon vibratile chez les Botrylles et les Botrylloïdes. — *Bull. Soc. philomathique*, 8e série, t. III, n° 3, 1891.
72. Id. — Développement de l'organe vibratile chez les Ascidies composées. *C. R.*, 1er février 1892.
73. Reichert. — Zur Anatomie des Schwanges des Ascidien Larven *Botryllus violaceus*. — *Abh. Akad. Berlin*, 1875.
74. Id. — Rapports entre les larves des Appendiculaires et les larves des Botrylles. — *Sitz. Ber. nat. Fr.*, 1878.
75. Roule. — Organes sexuels des *Ciona intestinalis*. — *C. R.*, n° 94, 1882.
76. Id. — La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées. — *C. R.*, avril 1883.
77. Id. — Sur quelques points de la structure des Tuniciers. — *C. R.*, n° 97, 1883.
78. Id. — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées). — *Annales des sciences naturelles de Marseille*, t. II, 1884.
79. Id. — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Cynthiadées et Molgulidées). — *Ann. des sciences naturelles de Marseille*, 1885.
80. Sabatier. — Recherches sur l'œuf des Ascidiens. — *Revue des sciences naturelles de Montpellier*, 3e série, t. II, 1883.
81. Id. — Cellules du follicule de l'œuf et nature de la sexualité. — *C. R.*, n° 96, juin 1883.
82. Id. — Ovogénèse chez les Ascidies. — *C. R.*, n° 96, mars 1883.
83. Id. — Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. — *Recueil zoolog. suisse*, t. I, 1884.
84. Savigny. — Mémoires sur les animaux sans vertèbres, IIe partie, 1816.
85. Miss Scheldon. — Relation du système nerveux et de l'hypophyse. — *Journ. microsc. Soc.*, vol. XXVIII, 1888.
86. Seeliger. — Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. — *Sitzb. der k. Akad. der Wissensch.*, Bd. 85, 1882.
87. Id. — Die Entwicklung der socialen Ascidien. — *Jen. Zeitschr.*, t. XVIII, 1885.
88. Id. — Die Entwicklung Pyrosoma. — *Zeitschr. für Naturg.*, 1890. — Résumé dans *Microsc. Soc. London.*, 1890, p. 23.
89. E. Van Beneden et Julin. — Cœlome chez les Ascidiens. — *C. R.*, n° 93, 1881.
90. Id. — La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. — *Archives de biologie*, t. V, 1884.
91. Id. — Recherches sur le développement post-embryonnaire d'une Phallusie. — *Archives de biologie*, t. V, 1884.
92. Id. — Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. — *Archives de biologie*, t. V, 1884.
93. Id. — Des orifices branchiaux externes des Ascidies et la formation du cloaque. — *Bull. Acad. Belgique*, VIII, 1884.
94. Id. — Les Tuniciers sont-ils des Poissons dégénérés? — *Zoolog. Anzeiger*, n° 257, 1888.
95. Id. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. — *Archives de biologie*, t. VI, 1886.

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR LE

SYSTÈME NERVEUX

ACCÉLÉRATEUR ET MODÉRATEUR DU CŒUR

CHEZ LE CRABE

Par MM. F. JOLYET et H. VIALLANES.

L'étude chez les Crustacés de l'influence du système nerveux sur le cœur a déjà préoccupé plusieurs physiologistes ; M. Lemoine (1) y a travaillé le premier, puis sont venues les recherches de M. Dogiel (2), de M. Yung (3) et enfin celles de M. F. Plateau (4). Ce dernier a non seulement confirmé les expériences de ses prédécesseurs, mais encore les a étendues sur beaucoup de points. Voici les principales conclusions auxquelles il est arrivé touchant l'influence du système nerveux sur le cœur :

« Le nerf cardiaque est le nerf accélérateur du cœur des Crustacés ; toutes les excitations mécaniques, chimiques et électriques de ce nerf accélèrent notablement le rythme des mouvements du cœur.

(1) Lemoine, *Recherches pour servir à l'histoire des systèmes nerveux musculaire et glandulaire de l'Écrevisse* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. IX, 1868).

(2) Dogiel, *De la structure et des fonctions du cœur des Crustacés* (*Arch. physiol.*, 9e année, 1877).

(3) Yung, *De la structure intime et des fonctions du système nerveux central des Crustacés décapodes* (*Arch. zool. exp.*, vol. VII).

(4) F. Plateau, *Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés décapodes* (*Arch. de biol.*, vol. I, 1880).

« La section du nerf cardiaque amène un ralentissement du cœur.

« Les ganglions cérébroïdes n'ont aucune influence sur les mouvements du cœur.

« L'excitation électrique ou mécanique de la chaîne nerveuse thoracique détermine soit un ralentissement du cœur, soit l'arrêt de l'organe en diastole.

« La destruction de la chaîne nerveuse thoracique, supprimant un centre modérateur, amène, malgré la perte de sang, une augmentation notable de l'amplitude des pulsations. »

Nos résultats diffèrent beaucoup de ceux de M. Plateau, ce qui nous paraît devoir être attribué aux conditions expérimentales meilleures dans lesquelles nous avons voulu nous placer et peut-être aussi à ce que nos recherches ont porté exclusivement sur le Crabe commun, alors que nos devanciers ont surtout étudié les Crustacés macroures.

C'est pourquoi nous ne nous arrêterons pas à une critique détaillée des expériences de nos prédécesseurs ; nous nous contenterons d'imprimer en caractères italiques, dans les conclusions qui terminent ce mémoire, les résultats qui nous semblent nouveaux.

Nos recherches ont été poursuivies à la Station zoologique d'Arcachon durant une partie des années 1891 et 1892 ; elles ont porté exclusivement sur le *Carcinus mœnas*, qui, en raison de son abondance et de sa vitalité, se prête remarquablement bien aux vivisections. Nous nous sommes proposé d'étudier l'influence du système nerveux central sur les mouvements du cœur.

Nous avons fait un très grand nombre d'expériences, mais nous rapporterons seulement celles qui nous paraissent nécessaires et suffisantes pour établir nos conclusions (1).

Avant d'entrer dans l'exposé de nos recherches, afin de permettre d'en suivre plus exactement le détail et de les répéter au besoin, nous rappellerons en quelques mots la con-

(1) Nous avons publié dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences* (25 janv. 1892) un résumé de nos recherches.

stitution du système nerveux central et indiquerons en même temps la technique expérimentale employée par nous.

Le système nerveux central (fig. 1) se compose du cerveau (*c*) ou ganglion sus-œsophagien qui donne naissance aux nerfs des yeux et à ceux des antennes de la 1re et de la 2me paire; il en part en arrière deux connectifs (*cœ*) qui le relient à la masse ganglionnaire sous-œsophagienne. Ceux-ci sont unis l'un à l'autre en arrière de l'œsophage par une commissure

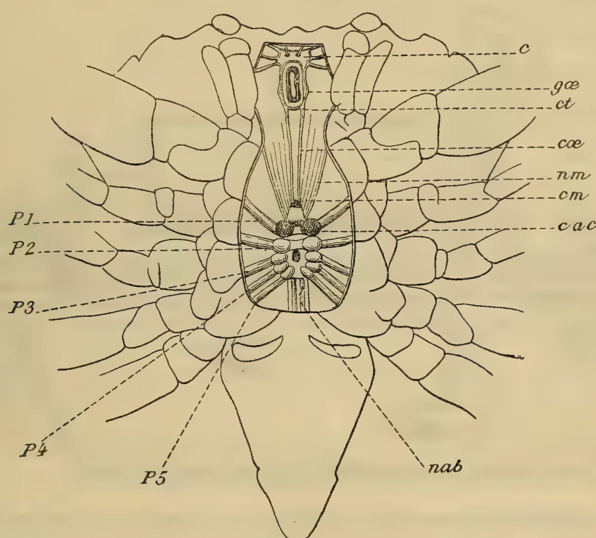


Fig. 1. — Système nerveux du crabe découvert par la face ventrale. — *c*, cerveau; *gœ*, ganglion œsophagien; *ct*, commissure transverse de l'anneau œsophagien; *cœ*, connectif œsophagien; *nm*, nerfs de la mandibule, des mâchoires et des pattes mâchoires; *cm*, centre modérateur du cœur; *cac*, centre accélérateur du cœur; *p*1, *p*2, *p*3, *p*4, *p*5, nerfs des 1re, 2me, 3me, 4me et 5me pattes; *nab*, nerfs abdominaux.

transversale et chacun d'eux présente sur son trajet un renflement ganglionnaire connu sous le nom de ganglion œsophagien (*gœ*) et d'où partent le nerf du labre et une racine du système nerveux viscéral. La masse ganglionnaire sous-œsophagienne est formée par l'accolement intime de tous les ganglions de la chaîne ventrale. Malgré cette condensation on peut, même sur le vivant, y distinguer les régions suivantes : en avant une partie formée par l'accolement des gan-

glions des mandibules, des mâchoires et des pattes-mâchoires; plus en arrière, le ganglion de la 1re paire de pattes, puis les ganglions des pattes suivantes, et enfin une petite masse nerveuse d'où partent les nerfs de l'abdomen.

Pour mettre à nu le système nerveux, on enlève à l'aide de ciseaux comme l'indique la figure, les téguments et les muscles ventraux, puis à l'aide d'une pince on écarte avec précaution le tissu graisseux qui enveloppe les nerfs et la

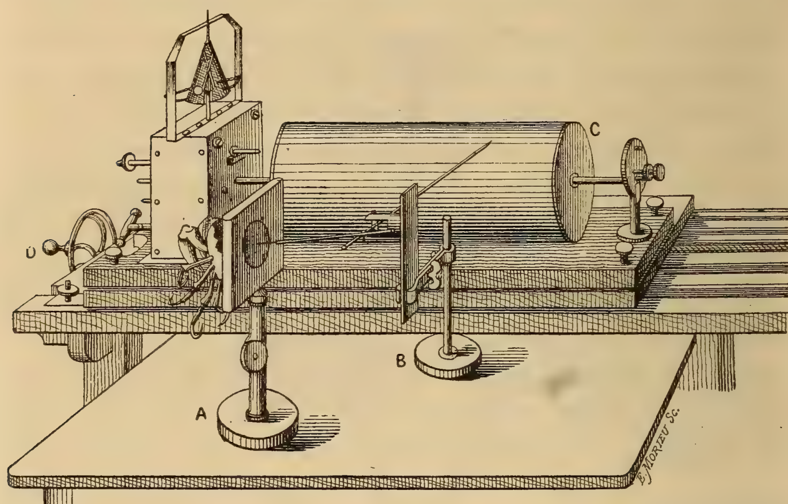


Fig. 2. — Dispositif instrumental pour l'étude de l'influence du système nerveux sur le cœur. — A, support sur lequel est fixé le Crabe; B, cardiographe; C, cylindre enregistreur; D, chariot entraînant le cylindre.

chaîne ventrale. Ce tissu est infiniment moins développé chez les Crabes ayant mué depuis peu et reconnaissables à la teinte jaune claire de leur face inférieure ; ces animaux, par la facilité qu'ils offrent de reconnaître au premier aspect les nerfs et les parties constitutives de la masse ganglionnaire sous-œsophagienne, doivent être choisis lorsqu'on se propose de léser ou d'exciter un point limité de la chaîne.

Comme dans toute analyse expérimentale précise il convenait d'enregistrer les mouvements du cœur en même temps qu'on pratique la lésion ou l'excitation nerveuse dont il s'agit de constater les effets, nous avons dû rechercher un dispo-

sitif approprié; car c'est surtout à la non-observance de cette règle qu'il faut attribuer les erreurs de nos devanciers.

Le dispositif figuré ci-contre réalise ces conditions. Le Crabe dont on a préalablement mis à nu le cœur et la chaîne ventrale est lié sur une planche verticale, percée d'un large trou répondant à la région cardiaque et montée sur un pied à crémaillère. Les mouvements du cœur sont enregistrés à l'aide d'un cardiographe horizontal que nous avons combiné dans ce but. La branche qui s'articule avec le levier inscripteur est terminée par une pointe garnie d'un petit plateau en moelle de sureau qui, ayant l'avantage d'adhérer au péricarde, suit tous les mouvements du cœur sans troubler par aucune pression le fonctionnement de celui-ci.

Le cylindre enregistreur placé sur une table indépendante est monté sur un chariot commandé par une vis sans fin et peut ainsi se mouvoir devant le style inscripteur; grâce à cette disposition on n'est point obligé après chaque tour du cylindre de déplacer l'animal, ce qui rendrait plus difficiles encore les opérations déjà si délicates que nous avons dû pratiquer.

Ayant remarqué, comme M. de Varigny (1) l'avait fait avant nous, que sous l'influence d'excitations portées soit sur les téguments, soit sur le système nerveux lui-même, on pouvait provoquer tantôt des accélérations, tantôt des arrêts du cœur, nous nous sommes demandé s'il n'était point possible de déterminer les conditions qui permettraient de reproduire à volonté chacun de ces phénomènes.

Réflexes frénateurs et accélérateurs par excitation des téguments. — Nous avons reconnu qu'il était très facile chez le Crabe de produire par voie réflexe des arrêts même très prolongés du cœur en diastole en excitant vivement un point quelconque du tégument par des moyens mécaniques, thermiques ou chimiques. Parmi ces moyens, ceux qui réussissent le mieux sont le pincement avec un fer chaud, la sec-

(1) Henry de Varigny, *Recherches expérimentales sur les fonctions du cœur chez le Carcinus mœnas* (*Journal de l'anatomie*, 1887).

tion ou l'écrasement d'un membre, l'application d'un acide énergique. Nous dirons toutefois que chez les animaux conservés en aquarium et peu vigoureux, surtout en hiver, les réflexes d'arrêt sont quelquefois difficiles ou impossibles à provoquer, mais chez des animaux en bon état ils ne manquent jamais. Ce réflexe d'arrêt est un phénomène que nous avons produit plusieurs centaines de fois, que nous avons observé chaque jour à toute époque de l'année, et nous nous

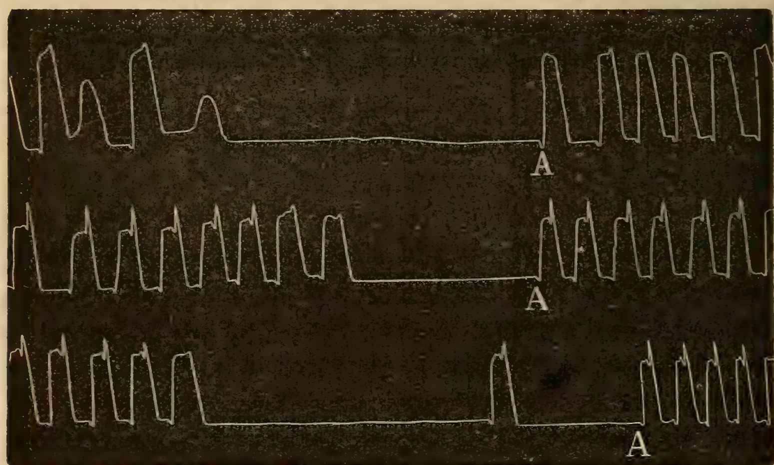


Fig. 3. — Arrêts du cœur par brûlure d'une patte au point A chez trois individus.

(Tous les graphiques insérés dans ce travail doivent être lus de droite à gauche.)

étonnons qu'il ait échappé à tant d'observateurs, car on ne peut pour ainsi dire toucher un Crabe sans le déterminer.

Le moyen qui nous a servi le plus souvent, quand au cours d'une expérience nous voulions produire successivement plusieurs arrêts, est celui qui consiste à saisir une patte, l'œil ou une mâchoire avec une pince chauffée. De la sorte si c'est une patte qu'on excite on détermine souvent l'autotomie; mais cela n'a point d'importance au point de vue qui nous occupe aujourd'hui. Même chez un animal affaibli alors que l'excitation des pattes reste infructueuse, la brûlure ou le pincement d'une branchie détermine presque toujours un arrêt. L'introduction dans la bouche, l'œsophage ou l'esto-

mac d'un corps étranger, le manche d'un pinceau, par exemple, produit un effet plus marqué encore.

La durée de l'arrêt est essentiellement variable, elle dépend de l'excitabilité de l'animal comme aussi de l'intensité et de la prolongation de l'excitation. Cette durée peut être de quelques secondes seulement, ou se prolonger une ou plusieurs minutes. C'est par l'application d'un acide sur le tégument ou par l'introduction d'un corps étranger dans la bouche qu'on provoque les arrêts les plus prolongés.

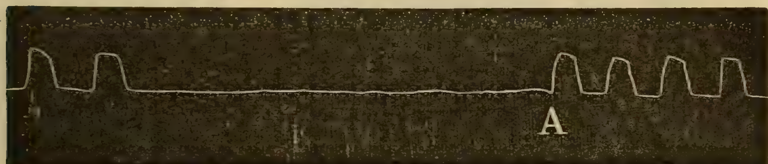


Fig. 4. — Arrêt du cœur par brûlure d'une branchie en A.

Nous venons de voir que des excitations portées sur les téguments provoquaient des arrêts du cœur, de même allons-nous montrer qu'une accélération du cœur peut être déterminée par des moyens analogues. Tandis que les excitations violentes déterminent l'arrêt, ce sont au contraire les excitations faibles et prolongées qui provoquent l'accélération cardiaque. C'est ainsi qu'on voit se produire une accélération du rythme du cœur lorsqu'on vient à mettre à nu le derme sur une certaine étendue, en soulevant un lambeau de la carapace préalablement circonscrit par quatre traits de scie. On peut également obtenir un effet identique en excitant par un courant faradique faible la muqueuse stomacale, ou en touchant le labre avec un pinceau imbibé d'acide picrique. Ajoutons que l'accélération cardiaque par excitation des téguments est plus difficile à produire que l'arrêt, qui, lui, peut être provoqué avec certitude.

Réflexes frénateurs et accélérateurs par excitation des nerfs et des centres nerveux. — La section d'un nerf ou d'un connectif, la piqûre du cerveau ou d'un point quelconque de la

chaîne ganglionnaire provoquent toujours un arrêt momentané du cœur.

Mais en employant le courant faradique, qui n'altère pas le tissu et dont il est facile de graduer l'intensité, on peut en excitant une partie quelconque du système nerveux produire à volonté, soit l'accélération, soit l'arrêt du cœur.

L'expérience suivante, qu'on peut d'ailleurs répéter sur d'autres points du système nerveux, le montre bien clairement.

Sur le cerveau mis à nu on applique les branches de la pince électrique, la bobine induite étant écartée de la bobine inductrice et donnant un courant assez faible pour qu'on n'obtienne aucune modification du rythme; on pousse alors la bobine induite au n° 8, le rythme devient accéléré et se maintient ainsi ; sans déplacer la pince on augmente brusquement l'intensité du courant en poussant la bobine au n° 5 de la graduation : immédiatement le cœur s'arrête en diastole. L'expérience peut être répétée plusieurs fois de suite sur le même animal, et on parvient ainsi à produire à volonté des accélérations ou des arrêts plus ou moins prolongés suivant l'intensité et la durée de l'excitation.

Nous avons plusieurs fois réalisé l'expérience précédente d'une manière plus élégante en procédant comme suit : Le cerveau étant mis à nu, on coupe un des connectifs; le gauche, par exemple, et on excite son bout céphalique avec la pince électrique en employant le courant 8, reconnu juste suffisant pour produire l'accélération cardiaque. Sans modifier l'intensité du courant, si on porte alors la pince sur le connectif droit, le cœur s'arrête en diastole. Cette expérience qui peut être répétée plusieurs fois de suite s'explique facilement en admettant que le cerveau constitue une résistance au courant.

Les tracés n 5 et n° 6 montrent des arrêts cardiaques provoqués par l'excitation faradique du nerf de la pince.

Les expériences que nous venons de rapporter montrent que toute excitation d'un point quelconque du tégument

ou du système nerveux retentit sur le cœur en provo-



Fig. 5. — Arrêt du cœur par excitation faradique du cerveau.

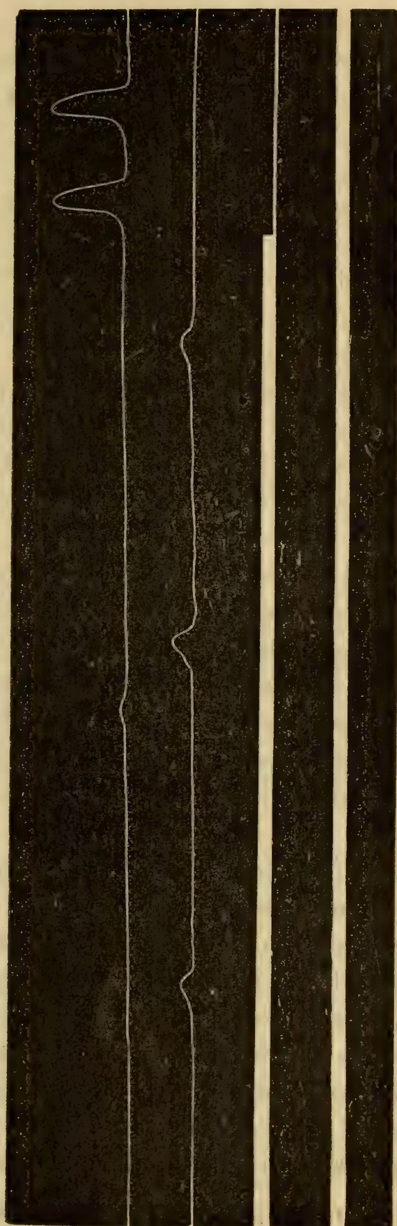


Fig. 6. — Arrêt prolongé du cœur par excitation faradique du nerf de la 1re patte. Sur la 2me ligne les pulsations recommencent malgré la continuation de l'excitant, mais elles sont très ralenties ; elles reprennent leur rythme normal dès que le courant a cessé.

quant soit un arrêt, soit une accélération de cet organe : Restait donc à rechercher par quelles voies ces actions se transmettent au cœur.

Nous avons dit plus haut qu'il existe chez les Crustacés Macroures un nerf connu sous le nom de cérébro-cardiaque ; il part du cerveau et se rend au cœur (1) ; pour les physiologistes, il serait le nerf accélérateur. Par la dissection nous l'avons vainement cherché chez le Crabe; mais en admettant que ce résultat négatif soit le fait de notre manque d'habileté et que ce nerf existe réellement, nous devions nous demander si c'est par lui que passent les actions nerveuses qui réagissent sur le cœur.

Après avoir donné un trait de scie transversal sur la carapace, nous avons introduit par cette fente une lame chauffée au rouge de manière à sectionner les tissus aussi profondément que possible. Or après cette opération, qui a nécessairement dû détruire le nerf cardiaque, nous avons pu comme devant reproduire tous les réflexes accélérateurs ou modérateurs cardiaques. Il en est encore de même lorsque l'on a détruit les ganglions œsophagiens et le cerveau, qui ont été considérés comme les centres d'origine du nerf cardiaque.

Cette expérience prouve donc qu'il faut chercher dans la masse ganglionnaire sous-œsophagienne et dans elle seule les centres d'origine des fibres accélératrices et modératrices du cœur.

Localisation des centres d'arrêt. — L'analyse physiologique à laquelle nous nous sommes livrés nous a permis de préciser le centre d'origine des filets frénateurs. Ce centre siège dans la partie la plus antérieure de la masse sous-œsophagienne, c'est-à-dire dans la région d'où sortent les nerfs des mandibules et des mâchoires. Nous sommes parvenus à déterminer cette localisation : 1° par l'étude des actions inhibitoires; 2° par celle des troubles physiologiques que détermine la destruction totale ou partielle du système nerveux ;

(1) Mocquart, *Note sur un nerf cardiaque naissant des ganglions cérébroïdes chez la Langouste* (*Bull. Soc. philom.*, 13 janvier 1883).

3° par l'excitation électrique des divers points de ce système.

Étude des actions inhibitoires. — On sectionne les connectifs en arrière des ganglions œsophagiens ; dans ces conditions l'animal peut vivre plusieurs jours. Les parties innervées par le cerveau (yeux, antennes, etc.), ont conservé intacts leur sensibilité et leurs mouvements volontaires ; les membres situés en arrière de la section conservent leurs mouvements coordonnés, mais naturellement demeurent soustraits à toute influence cérébrale.

Sur un animal ainsi préparé on excite un point innervé par le cerveau, l'œil, par exemple ; l'animal manifeste sa douleur par la rétraction du pédoncule oculifère, mais aucune modification du rythme cardiaque ne se produit.

On excite alors par brûlure un point innervé par la masse sous-œsophagienne (patte ou branchie) : on détermine aussitôt un arrêt du cœur.

Cette expérience vient encore démontrer que le centre frénateur ne siège ni dans le cerveau, ni dans les ganglions œsophagiens, mais bien dans la masse sous-œsophagienne. Comme celle-ci est composée d'un grand nombre de ganglions agglomérés, il restait à déterminer si le centre frénateur était diffus dans cette masse ou bien au contraire localisé dans un point particulier.

Les expériences suivantes prouvent que le centre frénateur est bien localisé dans la région que nous avons indiquée plus haut :

Expérience I. — On réséque successivement d'arrière en avant la masse sous-œsophagienne, en prenant soin de constater à chaque résection nouvelle la possibilité de déterminer un réflexe inhibitoire par la brûlure des membres qui restent encore en connexion avec leur ganglion. On constate que les actions inhibitoires sont encore possibles tant qu'on n'a pas atteint la partie tout à fait antérieure de la masse sous-œsophagienne. Cette partie, qui n'a pas une étendue de plus de 1 à 2 millimètres et qui donne naissance aux nerfs

des mandibules et des mâchoires, est donc bien le centre d'origine des nerfs frénateurs.

Expérience II. — Le système nerveux étant à nu et intact on commence à constater que toute excitation vive des téguments détermine l'arrêt du cœur. On pique alors à l'aide d'une fine aiguille l'extrémité antérieure de la masse sous-œsophagienne au point *a* (fig. 1); cette simple lésion suffit à elle seule à rendre impossible tout arrêt réflexe du cœur. Si au lieu de procéder ainsi on commence par piquer successivement les autres ganglions de la masse sous-œsophagienne on constate que les réflexes d'arrêt restent possibles tant qu'on n'a pas lésé le point que nous avons indiqué comme centre d'origine des nerfs frénateurs.

Ces expériences, qu'on peut répéter sans autre instrument qu'une paire de ciseaux et une aiguille, suffisent à elles seules à localiser le centre d'origine des nerfs frénateurs; mais nous avons voulu confirmer encore ce résultat par l'emploi des excitations électriques.

Excitation électrique du centre d'arrêt. — Le système nerveux central étant entièrement mis à nu, on isole le centre d'arrêt par la section des connectifs faite à quelques millimètres en avant de la masse ganglionnaire, et par une autre section pratiquée en avant des ganglions des pattes-mâchoires. Par un courant faradique on excite la partie comprise entre ces sections, ce qui détermine un arrêt du cœur. L'excitation électrique portée sur n'importe quel autre point du système nerveux central est incapable de provoquer aucun arrêt.

Localisation des centres accélérateurs. — Ces centres ont leur siège dans le ganglion de la première patte et dans celui de la dernière patte-mâchoire, on le démontre par les expériences suivantes :

Expérience I. — L'ensemble du système nerveux étant mis à nu par la face ventrale, on détruit successivement le cerveau, les ganglions œsophagiens et la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne jusqu'au ganglion de la dernière patte-mâchoire exclusivement, sans produire d'alté-

ration durable dans le rythme du cœur. On pique alors suc-



Fig. 7. — Accélération du cœur par excitation faradique du nerf de la 1re patte.



Fig. 8. — Ralentissement du cœur par piqûre en A du ganglion de la 1re patte gauche.

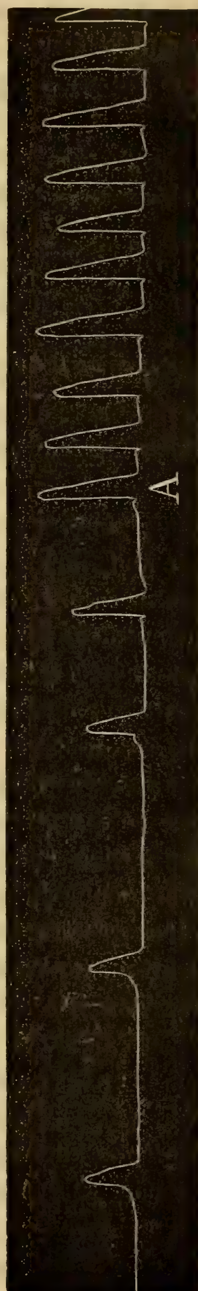


Fig. 9. — Ralentissement du cœur par piqûre en A du ganglion de la dernière patte-mâchoire.

cessivement à droite et à gauche les ganglions des 5me, 4me, 3me et 2me pattes sans produire d'effet, ce dont on s'assure en prenant le tracé cardiaque pendant quelques minutes. On pique ensuite la partie droite, puis la partie gauche du ganglion de la 1re patte : au bout de quelques instants le rythme cardiaque se ralentit. On pique alors le ganglion de la dernière patte-mâchoire; le ralentissement cardiaque s'accentue beaucoup et le cœur se maintient dans ce rythme ralenti. L'ablation de l'ensemble de la masse ganglionnaire ne produit pas de changement nouveau (1).

Expérience II. — Comme dans l'expérience précédente, l'ensemble du système nerveux étant mis à nu, on détruit, sans amener de changement durable dans le rythme du cœur, le cerveau, les ganglions œsophagiens et la partie antérieure de la masse sous-œsophagienne jusqu'au ganglion de la dernière patte-mâchoire exclusivement. On pique alors le ganglion de la dernière patte-mâchoire, cette piqûre est suivie d'un ralentissement très marqué du rythme ; ce ralentissement s'accentue encore après la piqûre de la partie droite puis de la partie gauche du ganglion de la première patte. On pique ensuite successivement tous les ganglions situés plus en arrière, mais sans apporter aucun changement à ce rythme ralenti. Celui-ci reste encore le même après la destruction totale de la masse sous-œsophagienne à l'aide du fer chaud.

On obtient un résultat semblable, c'est-à-dire un ralentissement considérable du cœur, si au lieu de piquer les centres accélérateurs on les enlève aux ciseaux ou si on les détruit au fer rouge.

Excitation électrique des centres accélérateurs. — Les expériences que nous venons de relater suffiraient à elles seules à localiser les centres accélérateurs ; l'emploi des excitations faradiques vient encore à l'appui de nos conclusions.

Entre beaucoup d'autres que nous avons faites, nous rapporterons seulement les expériences suivantes, qui établissent

(1) Les figures 8 et 9 sont des exemples de ralentissement du cœur par des centres accélérateurs.

la localisation des centres accélérateurs et frénateurs cardiaques.

Expérience I. — On met à nu par la face ventrale l'ensemble du système nerveux, on sectionne profondément les tissus sur la ligne médio-dorsale jusqu'à l'estomac, afin d'être certain d'avoir annihilé l'action du nerf cardiaque, au cas où celui-ci existerait.

On excite successivement chacun des lobes cérébraux, ce qui détermine un arrêt momentané du cœur. Cet arrêt ne se reproduit plus quand on a coupé les connectifs en avant des ganglions œsophagiens.

On excite les ganglions œsophagiens, ce qui détermine un arrêt momentané du cœur. Cet effet n'est plus possible quand on a coupé les connectifs au-dessous de la commissure œsophagienne.

L'excitation de la partie la plus antérieure de la masse sous-œsophagienne, qui est, comme nous l'avons dit, le siège des centres modérateurs, produit de même un arrêt.

On pratique alors deux sections, l'une en avant du ganglion de la dernière patte-mâchoire, l'autre en arrière du ganglion de la première patte, de façon à isoler les centres accélérateurs. L'excitation (fig. 1, *cac*) de ceux-ci détermine l'accélération du cœur (fig. 10, 11, 12), phénomène qui ne peut plus être provoqué par l'excitation d'aucun autre point du système nerveux central.

Expérience II. — Si, après avoir détruit le centre modérateur, on excite n'importe quel ganglion ou nerf de la masse sous-œsophagienne, on détermine toujours une accélération du cœur et jamais un arrêt, quelle que soit l'intensité du courant employé.

Nous avons recherché par la dissection et l'expérimentation physiologique à déterminer d'une manière plus complète le trajet des nerfs accélérateurs et modérateurs cardiaques. Nous n'avons pu y réussir complètement, pourtant nous sommes en mesure de faire connaître une partie intéressante de leur parcours.

Les filets accélérateurs accompagnent pendant un certain

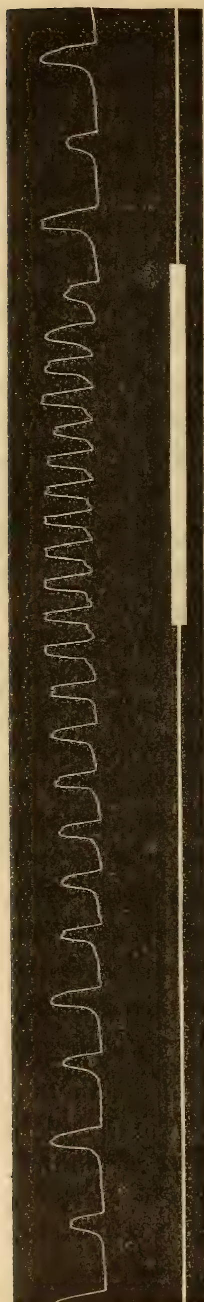


Fig. 10. — Accélération du rythme cardiaque par excitation faradique des centres accélérateurs; l'accélération continue quelques instants après que le courant a cessé.

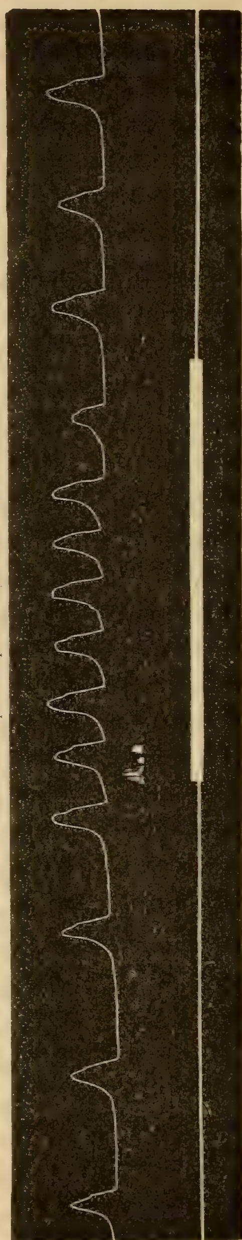


Fig. 11. — Accélération du rythme cardiaque par excitation faradique localisée au ganglion de la 1re patte.

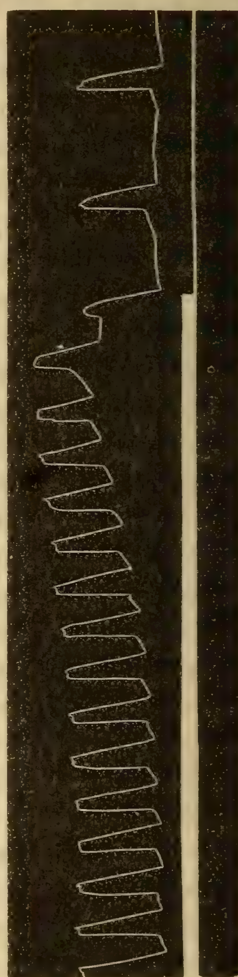


Fig. 12. — Accélération cardiaque par excitation faradique du ganglion de la dernière patte-mâchoire.

trajet les nerfs de 1[re] patte, nous nous en sommes assurés en excitant le bout périphérique du nerf coupé près du centre (fig. 7). Si d'un autre côté on examine la face interne de la paroi latérale de la chambre péricardique (fig. 13), on aperçoit immédiatement en avant de l'orifice branchio-cardiaque antérieur un petit renflement gangliforme auquel aboutissent trois troncs nerveux : le premier, D, qui paraît renfermer les filets cardiaques accélérateurs et modérateurs, s'enfonce dans la masse du foie et se perd dans la direction

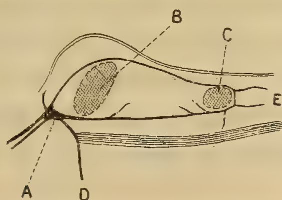


Fig. 13. — Face interne de la paroi latérale péricardique du côté droit. — A, renflement nerveux gangliforme; B, orifice branchio-cardiaque antérieur; C, orifice branchio-cardiaque postérieur; D, nerf se dirigeant vers la masse sous-œsophagienne; E, nerfs se dirigeant vers l'extrémité postérieure du cœur.

du ganglion sous-œsophagien, mais nous n'avons pas réussi à le suivre complètement; les deux autres se portent en avant. Par sa partie postérieure le renflement ganglionnaire A donne naissance à trois branches très ténues : la 1[re] après un court trajet se perd dans le péricarde; les deux autres se portent en arrière, passent l'une en dessus, l'autre en dessous des orifices branchio-cardiaques B et C après avoir émis quelques ramuscules; en arrière du 2[me] orifice branchio-cardiaque elles se réunissent par une anastomose et se dirigent (E) vers l'extrémité postérieure du cœur, où elles semblent se terminer.

La section de ces filets, qu'on pratique facilement entre les deux orifices branchio-cardiaques, ralentit le cœur et rend désormais impossibles toutes actions modératrices et accélératrices directes ou réflexes dont il a été question plus haut; ils contiennent donc bien les fibres cardiaques dont nous avons déterminé l'origine dans la chaîne ventrale.

CONCLUSIONS

1° On peut déterminer par voie réflexe l'accélération ou l'arrêt du cœur par l'excitation d'un point quelconque des téguments *ou du système nerveux;*

2° *D'une manière générale les excitations fortes ralentissent le rythme cardiaque, les excitations faibles et prolongées l'accélèrent;*

3° *Les centres accélérateurs et modérateurs cardiaques sont exclusivement localisés dans la masse sous-œsophagienne;*

4° *Le centre d'arrêt siège dans la partie la plus antérieure de la masse sous-œsophagienne, c'est-à-dire dans la région d'où sortent les nerfs des mandibules et des mâchoires;*

5° *Le centre accélérateur a son siège dans le ganglion de la première paire de pattes et dans celui de la dernière paire de pattes-mâchoires;*

6° *Bien que le trajet des nerfs accélérateurs et modérateurs n'ait pu être complètement suivi, pourtant nous avons reconnu ceux-ci à leur entrée dans la chambre péricardique;*

7° *Le nerf cardiaque connu depuis longtemps chez les Crustacés macroures et considéré comme étant exclusivement le nerf accélérateur du cœur, a échappé à nos recherches chez le Crabe. A supposer même que ce nerf existe, son action directe sur les mouvements du cœur ne peut être que bien secondaire.*

Nous ne voulons point terminer ce travail sans appeler l'attention sur les analogies existant quant à l'innervation du cœur entre les Crustacés et les animaux supérieurs, et montrer ainsi l'utilité des recherches de physiologie comparée à ceux qui les considèrent encore comme de simples curiosités.

Chez les Crustacés il existe un système nerveux accélérateur et un système nerveux modérateur identique à celui des Vertébrés, déterminant sous les mêmes influences des réflexes cardiaques analogues. Chez les uns comme chez les autres le centre modérateur est situé en avant du centre accélérateur et localisé dans une partie beaucoup plus circonscrite de l'axe nerveux.

ÉTUDES HISTOLOGIQUES ET ORGANOLOGIQUES

SUR LES

CENTRES NERVEUX ET LES ORGANES DES SENS

DES ANIMAUX ARTICULÉS

Par M. H. VIALLANES
Directeur de la Station zoologique d'Arcachon.

SIXIÈME MÉMOIRE

I. — Le cerveau de la Limule (*L. Polyphemus*).

L'étude de la Limule présente un intérêt considérable, puisque cet animal offre des particularités telles qu'on a dû créer pour lui seul une classe spéciale dans le groupe des Arthropodes ; j'étais donc désireux de connaître l'organisation du cerveau de ce type aberrant. Je dois à la libéralité de M. A. Milne-Edwards un certain nombre de Limules vivantes, d'autres m'ont été données par la Société scientifique d'Arcachon ; je remercie également M. Alexis Godillot, l'industriel bien connu, et son frère de New-York qui n'ont reculé devant aucun sacrifice pour me procurer des sujets d'étude.

Les recherches de M. A. Milne-Edwards (1) nous ont fait connaître l'anatomie macroscopique des centres nerveux de la Limule.

(1) A. Milne-Edwards, *Recherches sur l'anatomie des Limules* (*Ann. sc. nat. zool.*, 5e série, 1872).

Mais pour étudier avec fruit la structure interne de ceux-ci il était indispensable d'être fixé d'une manière encore plus précise sur le point d'émergence et sur la distribution des nerfs ; c'est pourquoi j'engageai mon ami M. E.-L. Bouvier, dont la réputation d'anatomiste n'est plus à faire, à reprendre l'examen de l'origine apparente et de la distribution des nerfs céphaliques ; ses recherches (1) ont confirmé d'une manière complète celles de M. A. Milne-Edwards, elles y ont toutefois ajouté quelques détails topographiques qui ont grandement facilité la tâche que j'avais entreprise. Je remercie donc sincèrement M. Bouvier des pénibles dissections qu'il a entreprises sur ma demande.

De mon côté je n'ai point négligé l'étude de la grosse anatomie ; j'ai répété les observations de M. Bouvier et pu découvrir, sans le secours du microscope, un fait qui avait échappé à tous mes devanciers. J'ai trouvé (2) en *avant* de l'œsophage une commissure transversale analogue aux commissures post-œsophagiennes connues depuis longtemps ; c'est une constatation très importante au point de vue morphologique.

Chacun sait que chez la Limule les ganglions céphalothoraciques sont groupés en une masse annulaire, dont la moitié antérieure constitue le collier œsophagien et dont la moitié postérieure est traversée par une série de commissures cylindriques. Postérieurement l'anneau nerveux se continue avec une grosse corde médiane logée dans l'abdomen, occupée de distance en distance par des ganglions et présentant sur la ligne médiane une série de fentes longitudinales dues à la séparation des connectifs.

La partie antérieure ou pré-œsophagienne de l'anneau nerveux connue sous le nom de cerveau donne naissance

(1) E.-L. Bouvier, *Observations sur l'anatomie du système nerveux de la Limule polyphème* (Limulus polyphemus, Latr.) (*Bull. Soc. philom.*, Paris, 5e série, t. III, n° 4, p. 170, 1892).

(2) H. Viallanes, *Sur la structure des centres nerveux du Limule* (Limulus polyphemus) (*Comptes rendus Acad. sc.*, Paris, 1er décembre 1890).

aux nerfs ocellaires, aux nerfs des yeux composés, aux nerfs de la fossette sensitive, aux nerfs tégumentaires récurrents, aux nerfs chélicères, enfin aux racines du système nerveux viscéral; les parties latérales aux nerfs des cinq paires de pattes-mâchoires et à plusieurs branches nerveuses tégumentaires; la partie postérieure, qui par deux connectifs s'unit à la portion abdominale de la chaîne ganglionnaire, innerve l'opercule branchial.

Forme extérieure du cerveau et nerfs qui naissent de celui-ci. — La partie antérieure de l'anneau nerveux se renfle en une masse globuleuse qui se présente sous la forme d'un demi-ovale presque tronqué dans sa partie antérieure rétrécie, mais en arrière continue avec les parties latérales de l'anneau dont elle est pourtant séparée par une légère dépression. Tous les auteurs s'accordent à regarder cette masse globuleuse comme représentant exclusivement le cerveau, et la dépression que nous venons de signaler comme traçant la ligne de démarcation entre les centres pré-œsophagiens et post-œsophagiens. Comme nous l'établirons plus loin, cette opinion n'est point exacte et l'on doit considérer comme étant encore de nature cérébrale ou pré-œsophagienne les parties situées en arrière de cette dépression et donnant naissance aux nerfs des chélicères, aux nerfs viscéraux et à la commissure pré-œsophagienne. Nous comprendrons donc sous le nom de cerveau tous les centres situés en avant du point d'émergence du nerf tégumentaire antérieur (fig. 1 et 2 du texte, 5).

Nous avons énuméré plus haut les cinq paires nerveuses qui sortent du cerveau, reste à indiquer avec plus de précision leur origine apparente et leur distribution. Je prie le lecteur de se reporter aux excellentes figures publiées par M. Bouvier, auquel j'emprunte d'ailleurs une partie de ses descriptions.

Première paire. — *Nerfs des ocelles ou yeux simples* (fig. 1 et 2 du texte, 1). — Ces nerfs prennent naissance sur la ligne médiane de la face dorsale du cerveau, un peu en ar-

rière du tiers antérieur, leurs deux origines sont fort nettes quoique très rapprochées. Ces deux nerfs cheminent accolés l'un à l'autre et se portent en avant pour gagner les ocelles.

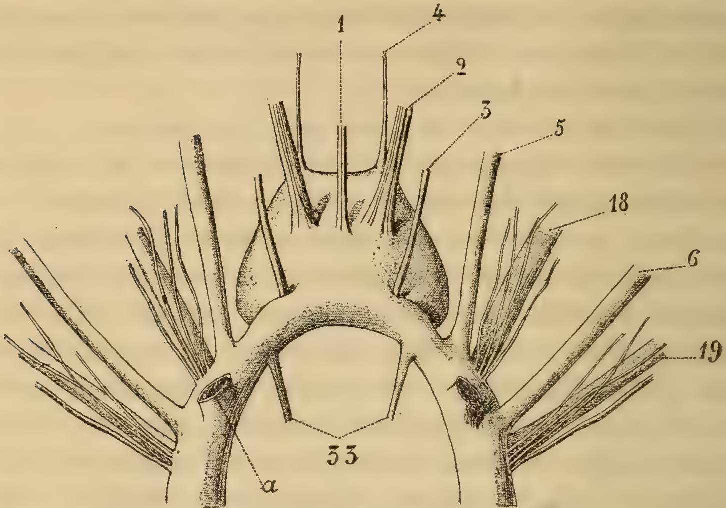


Fig. 1. — Partie antérieure de l'anneau nerveux vue du côté dorsal. — 1, nerf ocellaire; 2, nerf de l'œil composé; 3, nerf tégumentaire récurrent; 4, nerf frontal inférieur ou de la fossette sensorielle; 5, nerf tégumentaire antérieur; 6, nerf tégumentaire; 18, nerf de la 1re patte-mâchoire; 19, nerf de la 2me patte-mâchoire; 33, nerfs stomatogastriques; *a*, artère. (Cliché emprunté à M. Bouvier.)

Deuxième paire. — *Nerfs optiques principaux ou des yeux composés* (fig. 1 et 2 du texte, 2). — Ces nerfs qui sont volumineux naissent sur la face dorsale du cerveau un peu en dehors du point de départ des nerfs ocellaires; leur base d'implantation est très large et s'étend en avant jusqu'à une faible distance du bord antérieur du cerveau; ils se dirigent en divergeant du côté du front, mais bientôt ils se recourbent en arrière en passant en avant des muscles et des apodèmes de la deuxième paire de pattes. Ils sont exclusivement destinés aux yeux composés et n'émettent pas la moindre branche tégumentaire ou musculaire.

Troisième paire. — *Nerfs frontaux inférieurs ou de la fossette sensorielle* (fig. 1 et 2 du texte, 4). — Ces deux nerfs naissent de chaque côté à l'angle externe du bord antérieur du cerveau; ils sont situés sur un plan beaucoup plus inférieur que tous les précédents; cheminent d'avant en arrière dans l'épaisseur même des tissus tégumentaires, et sans avoir émis aucune branche accessoire se terminent brusquement dans un organe sensoriel découvert par M. Patten. Cet organe, dont le rôle spécial et la structure histologique sont encore ignorés, se manifeste extérieurement comme un petit tubercule corné situé à environ 1 ou 2 centimètres sur la ligne médiane en avant de la bouche.

Quatrième paire. — *Nerfs tégumentaires récurrents* (fig. 1 du texte, 3). — Ces nerfs ont leur origine sur la face dorsale du cerveau, assez loin à droite et à gauche de la ligne médiane; chacun d'eux accompagne le nerf optique correspondant et suit comme ce dernier un trajet récurrent. Un peu en avant des yeux, le nerf tégumentaire récurrent commence à se diviser et l'on peut suivre ses rameaux, qui sont tous appliqués contre la partie ventrale du test, jusqu'à une faible distance de la ligne transversale suivant laquelle le céphalothorax s'articule avec l'abdomen.

Cinquième paire. — *Nerfs des chélicères* (fig. 2 du texte, 17). — Ces nerfs prennent naissance assez loin de la ligne médiane sur la face ventrale du cerveau, immédiatement en avant de l'origine de la commissure pré-œsophagienne et des nerfs stomatogastriques; ils se rendent à la première paire de membres ou chélicères (1).

Au nerf du chélicère sont annexés deux petits nerfs satel-

(1) Chacun sait que le céphalothorax de la Limule porte six paires de membres désignés par H. Milne-Edwards et la plupart des zoologistes sous le nom de pattes-mâchoires. Cette nomenclature me semble devoir être modifiée; je désignerai sous le nom de chélicères la 1re paire d'appendices, réservant aux cinq autres le nom de pattes-mâchoires, d'abord parce que cette 1re paire n'est en aucune manière adaptée à la mastication, ensuite pour exprimer les homologies incontestables qui existent entre ces appendices et les chélicères des Arachnides.

lites que montre la figure 2 du texte. Mais ceux-ci ne doivent point être comptés comme des paires spéciales, car, ainsi que l'établit l'étude de la structure interne, ils se détachent du nerf du chélicère et n'ont pas une origine centrale distincte.

Sixième paire. — *Nerfs stomatogastriques.* — Ces nerfs

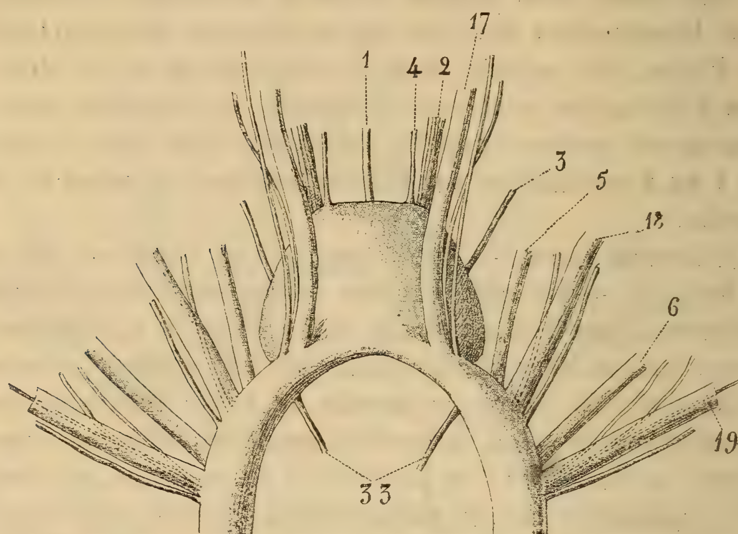


Fig. 2. — Partie antérieure de l'anneau nerveux vue du côté ventral. — 1, nerf ocellaire; 2, nerf de l'œil composé; 3, nerf tégumentaire récurrent; 4, nerf frontal inférieur ou de la fossette sensorielle; 5, nerf tégumentaire antérieur; 6, nerf tégumentaire; 17, nerf du chélicère et ses deux satellites; 18, nerf de la 1re patte-mâchoire; 19, nerf de la 2me patte-mâchoire; 33, nerf stomatogastrique. (Cliché emprunté à M. Bouvier.)

naissent de la face dorsale du cerveau un peu en avant de la commissure pré-œsophagienne, ils se portent immédiatement en dedans pour atteindre les ganglions viscéraux innervant le tube digestif, accolés aux parties latérales de celui-ci (fig. 1 et 2 du texte, 33).

Commissure pré-œsophagienne. — Cette commissure, dont l'importance morphologique est considérable, a échappé à l'attention de tous les anatomistes qui m'ont précédé; aussi n'est-elle point figurée sur les clichés que M. Bouvier a eu l'amabilité de me prêter. On s'explique d'ailleurs fort bien

qu'il en soit ainsi quand l'esprit n'est point attiré vers sa recherche, car elle est très courte et visible seulement lorsqu'on a complètement détruit la portion initiale du tube digestif. Cette commissure, qui en avant de l'œsophage unit les deux moitiés de l'anneau nerveux, comme le font en arrière les multiples commissures connues depuis longtemps, prend son origine immédiatement au voisinage du point d'émergence des nerfs stomatogastriques. Elle est cylindrique, presque aussi volumineuse que les commissures post-œsophagiennes, et comme ces dernières pourvue d'une gaine propre très résistante; aussi peut-on l'individualiser même par les procédés de dissection les plus ordinaires. Elle sert à unir les centres d'où naissent les nerfs des chélicères; les figures 1, 2, 3, 4, 5 *cd* (Pl. 11) montrent très clairement sa situation et ses rapports.

Partie post-œsophagienne de l'anneau nerveux. — N'ayant point l'intention de décrire aujourd'hui la structure interne de cette région, je me contenterai d'indiquer les traits de son organisation importants au point de vue de la morphologie générale.

La partie post-œsophagienne (Pl. 11, fig. 2) de l'anneau nerveux donne naissance par sa face ventrale à cinq paires de nerfs destinées aux pattes-mâchoires (p^1-p^5); de plus elle fournit une paire nerveuse à l'opercule branchial (1) (*nob*).

Chaque nerf des pattes est accompagné d'un certain nombre de filets satellites, non figurés sur le schéma, analogues à ceux que nous avons vus associés aux nerfs des chélicères.

Par sa face dorsale la partie post-œsophagienne de l'anneau nerveux donne naissance à six paires de nerfs tégumentaires, non figurés sur le schéma, mais dont la distribution a été parfaitement décrite par M. A. Milne-Edwards; ils correspondent aux nerfs des appendices.

Pour n'être pas obligé d'y revenir, ajoutons qu'un examen

(1) On sait que cet opercule est formé par deux pattes modifiées et soudées sur la ligne médiane.

même superficiel de la structure interne de la partie post-œsophagienne de l'anneau nerveux montre que celui-ci est constitué par une série de centres ganglionnaires répondant chacun à une paire d'appendices; cette partie est donc formée par six neuromères, les cinq premiers répondant aux pattes-mâchoires et le dernier à l'opercule branchial. Peut-être même en existe-t-il sept, un neuromère extrêmement réduit et peu distinct m'ayant semblé être intercalé entre le centre ganglionnaire de la dernière patte-mâchoire et celui de l'opercule. Ce neuromère atrophié répondrait à la fausse patte réduite à un simple article épineux qu'on rencontre entre la dernière patte-mâchoire et l'opercule; mais je ne saurais être affirmatif, ce point demandant de nouvelles recherches.

Commissures post-œsophagiennes. — L'anneau nerveux est traversé par des commissures post-œsophagiennes dont le nombre paraît soumis à des variations individuelles; ainsi Richard Owen en signale deux, M. A. Milne-Edwards en a observé quatre et quelquefois un plus grand nombre; M. Bouvier en a trouvé quatre, cinq, six, et souvent même les plus reculées lui ont paru se subdiviser en deux autres.

Ces différences d'appréciation proviennent de ce que les commissures ont une tendance à se dissocier ou à s'accoler variable avec les individus.

Mais si observant, comme je l'ai fait, les coupes microscopiques de l'anneau nerveux, on tient compte non du groupement apparent, mais seulement de l'origine réelle des fibres, on constate que le nombre des commissures est toujours de six. Les cinq premières répondent aux masses ganglionnaires des pattes-mâchoires, et la sixième à celles de l'opercule branchial. C'est ce dont rend bien compte le schéma (Pl. 11, fig. 2, *cp*1-*cp*6).

En résumé nous voyons que les cinq paires de pattes-mâchoires sont innervées par des centres *post-œsophagiens* dans toutes leurs parties; tandis que les chélicères sont innervés

par une masse ganglionnaire dont la commissure est *pré-œsophagienne*. Cette constatation présente un haut intérêt morphologique, et à elle seule permettrait d'établir les affinités zoologiques de la Limule.

Structure interne du cerveau de la Limule. — La structure interne des centres nerveux de la Limule n'a donné lieu qu'à un très petit nombre de travaux.

M. A. S. Packard (1) le premier s'est occupé de ce sujet, sans bonheur il est vrai, puisqu'il n'a pas su reconnaître même les plus grands traits de l'organisation du cerveau. Du travail de M. Packard ne subsiste pas une ligne à retenir, mais seulement des erreurs à corriger; je trouve donc inutile d'en donner une analyse. Mais comme je ne voudrais pas qu'on m'accusât d'injustice vis-à-vis de ce naturaliste, je tiens à citer la plus importante de ses conclusions, afin de montrer avec quelle hâte excessive ses recherches ont été conduites. M. Packard prétend que le trait caractéristique de la structure du cerveau de la Limule est une asymétrie profonde; or l'examen le plus superficiel prouve qu'il n'en est rien : le cerveau de la Limule est parfaitement symétrique, comme d'ailleurs celui de tout autre Arthropode. M. Packard a mal orienté ses coupes, et ce vulgaire accident de préparation l'a entraîné à une conclusion aussi inattendue; le reste du travail est à l'avenant.

Dès l'année 1888, j'ai repris à mon tour l'étude de la question, mais diverses circonstances ont retardé la publication de mes recherches. Celles-ci étaient terminées en 1890 et j'ai à cette époque adressé à l'Académie des sciences de Paris une note (2) où sont résumés les résultats les plus importants du travail que je fais paraître aujourd'hui *in extenso*.

(1) A.-S. Packard, *The anatomy, histology and embryology of Limulus polyphemus*. (*Anniversary memoirs of the Boston Society of natural history*, Boston, 1880).

(2) H. Viallanes, *Sur la structure des centres nerveux du Limule* (Limulus polyphemus) (*Comptes rendus Acad. sc.*, Paris, 1er déc. 1890).

Vers la même date M. W. Patten (1) publiait une très courte description du cerveau de la larve de la Limule. Ce travail ne fait pas double emploi avec le mien, d'abord parce que ce savant a donné de ses études seulement un résumé de quelques lignes, ensuite parce qu'il semblerait, si ses observations sont exactes, qu'il existe des différences extrêmement profondes, je dirai même inexplicables, entre le cerveau de la larve et celui de l'adulte.

La description que je vais donner de la structure interne du cerveau de la Limule est basée : 1° sur la simple dissection de l'organe dépouillé de son névrilemme, méthode qui permet de reconnaître tous les traits essentiels de la structure interne ; 2° sur l'examen de séries de coupes pratiquées dans les trois directions ; 3° sur l'étude d'un modèle en cire que j'ai construit à grande échelle (2).

Je ne veux point fatiguer le lecteur par la description des innombrables sections qu'on peut pratiquer dans le cerveau d'une Limule. J'aime mieux le prier de se référer dès maintenant au diagramme que j'ai dessiné (Pl. 11, fig. 1) ; il ne représente pas une préparation qu'on puisse réellement obtenir, pourtant il est l'expression de la vérité.

Le cerveau de la Limule se compose de deux grandes régions, l'antérieure méritant le nom de *protocérébron*, la postérieure celui de *deutocérébron*, et qui sont séparées l'une de l'autre par une ligne fictive (x x) passant en arrière de l'origine des nerfs tégumentaires récurrents (3).

Le *protocérébron* donne naissance aux nerfs des yeux composés (*no*), aux nerfs des ocelles (*noc*), aux nerfs de la fos-

(1) W. Patten, *On the origin of Vertebrates from Arachnids* (*Quarterly Journal of micr. sc.*, vol. XXXI, part. III, 1890).

(2) J'ai figuré en le réduisant de moitié ce modèle vu sous trois aspects (fig. 3, 4, 5).

(3) Il serait pourtant possible que ces nerfs appartinssent au deutocérébron, la limite des régions cérébrales devrait alors être reportée immédiatement en avant de leur point d'émergence ; nous n'avons pas encore les éléments voulus pour décider ce point ; en attendant, admettons la limite que j'indique.

selte sensorielle (*nf*), enfin aux nerfs tégumentaires récurrents (*ntr*).

Ganglion optique. — Chez la Limule l'œil composé est réuni au cerveau par l'intermédiaire d'un ganglion optique de structure complexe tout à fait comparable à celui des Crustacés et des Insectes ; seulement ici au lieu d'être reporté en dehors il demeure inclus au sein de la masse cérébrale. Les fibres nerveuses (fibres post-rétiniennes) qui sortent des ommatidies se groupent en un faisceau qui constitue le nerf optique (*no*). Celui-ci après un long trajet atteint la masse cérébrale et enfonce ses fibres dans la région proximale du ganglion optique dite lame ganglionnaire (*lg*).

Le ganglion optique se compose d'une série de trois masses rappelant beaucoup par leur structure les parties de même nom qui existent chez les Crustacés et les Insectes. La première mérite le nom de *lame ganglionnaire* (*lg*), elle reçoit les fibres du nerf optique, et s'unit à la seconde masse (*me*) par un faisceau de fibres chiasmatiques ou *chiasma externe* (*che*).

Les deuxième et troisième masses (*me* et *mi*) sont respectivement comparables aux masses médullaires externes et internes des Crustacés et des Insectes ; toutefois chez la Limule les fibres qui les réunissent (*chi*) ne manifestent pas d'entre-croisement appréciable. La masse médullaire interne s'unit au lobe cérébral (*lc*) par un court pédoncule assimilable au tractus optique des Crustacés et des Insectes.

Lobes protocérébraux (Pl. 11, fig. 1, *lc*). — En arrière ils sont massifs et largement soudés sur la ligne médiane, en avant ils sont écartés et prolongés par une partie saillante qui s'unit au ganglion optique.

Chaque lobe protocérébral présente à sa partie postérieure et externe, une volumineuse saillie arrondie en sphère, que nous désignerons sous le nom de tubercule procérébral (*tc*), mais dont la signification m'est inconnue.

Origine du nerf ocellaire. — Les ocelles, ou yeux médians, sont desservis par une paire de nerfs (*noc*) accolés sur la

ligne médiane. Chacun d'eux tire son origine d'une masse nerveuse ou ganglion ocellaire (*goc*) accolé à la face interne du prolongement antérieur du lobe protocérébral.

Le ganglion ocellaire (Pl. 11, fig. 1, *goc*) se compose de deux masses médullaires; l'une, distale, est petite et de forme sphérique; l'autre, proximale, représente une épaisse calotte adhérente au lobe protocérébral par sa face convexe et formée par une substance ponctuée à trame très fine et revêtue sur toute sa surface libre par des noyaux ganglionnaires (Pl. 12, fig. 17). Ajoutons encore que les masses médullaires proximales des deux ganglions ocellaires sont soudées l'une à l'autre sur la ligne médiane (Pl. 11, fig. 3-5, *goc*).

Origine du nerf de la fossette sensorielle. — Ce nerf (Pl. 11, fig. 1 et 3, *nf*) naît de la partie antérieure du lobe protocérébral, immédiatement au-dessous du ganglion de l'œil composé, mais son origine n'est marquée par aucune différenciation de la substance du lobe.

Origine du nerf tégumentaire récurrent. — Cette paire nerveuse (Pl. 11, fig. 1, 3, 6, *ntr*) naît tout à fait en arrière de la face dorsale des lobes protocérébraux.

Corps pédonculés. — A chacun des lobes protocérébraux est annexé un organe, qui en raison de ses rapports anatomiques et de sa structure histologique, doit être assimilé au corps pédonculé des Insectes.

Le corps pédonculé de la Limule (Pl. 11, fig. 1, *cp*) a une forme arborescente; l'extrémité inférieure de sa tige s'enfonce dans la substance du lobe protocérébral correspondant; l'extrémité supérieure se divise dichotoniquement en un grand nombre de branches. Ces dernières, qui se terminent par des extrémités arrondies, sont formées d'une substance ponctuée à trame très fine, et entièrement revêtues par des noyaux ganglionnaires semblables à ceux qui revêtent les corps pédonculés des Insectes (Pl. 12, fig. 17, 18, 19).

Les corps pédonculés sont plus développés chez la Limule que chez aucun autre Arthropode ; ils enveloppent la totalité du cerveau, en ne laissant libre qu'une partie des ganglions

optiques et ocellaires; leur volume est considérable, et à eux seuls ils constituent presque toute la masse cérébrale (fig. 3, 4, 5, *cp*). Ce fait est d'autant plus remarquable, que jusqu'à présent et non sans motif très sérieux, on s'accordait à considérer le développement des corps pédonculés comme corrélatif à celui des facultés psychiques. La Limule a des corps pédonculés plus compliqués et plus volumineux proportionnellement que ceux des Guêpes ou des Abeilles, pourtant cet animal semble dépourvu de toute industrie, et bien qu'ayant été souvent conservé en captivité, n'a jamais donné la moindre preuve de la plus rudimentaire intelligence.

Chez les Crustacés et chez les Insectes, les corps pédonculés entrent en connection avec les lobes olfactifs, par l'intermédiaire d'un remarquable chiasma. Chez la Limule, rien de semblable, aucune partie du cerveau n'étant différenciée en lobes olfactifs.

Deutocérébron. — Il est formé par deux parties (Pl. 11, fig. 1, *la*) ou lobes écartés de la ligne médiane; il s'étend du point d'origine du nerf tégumentaire récurrent au point de sortie du premier nerf tégumentaire thoracique.

Les deux moitiés ou lobes du deutocérébron sont réunies par la commissure pré-œsophagienne (*cd*), mentionnée plus haut.

Les lobes deutocérébraux (Pl. 12, fig. 18, *ld*) ne présentent aucune différenciation dans leur structure interne ; à cet égard, ils ressemblent à tous les ganglions suivants qui innervent les pattes-mâchoires. Comme pour ces derniers, leur surface est revêtue seulement par grandes cellules ganglionnaires et non par ces éléments à protoplosma réduit, qui accompagnent toujours les centres sensoriels spéciaux.

Le deutocérébron de la Limule, à l'encontre de ce qui s'observe chez les Crustacés, les Myriapodes et les Insectes, n'est point différencié en un centre olfactif. On comprend qu'il en soit ainsi : les chélicères sont en effet des appendices

préhensiles, jouant sans doute le rôle d'organes tactiles, mais non différenciés en vue de l'olfaction.

Le deutocérébron donne naissance aux nerfs des chélicères (Pl. 11, fig. 1, *nch*), aux nerfs viscéraux (*gv*) ou stomatogastriques, et peut-être même conviendrait-il de lui attribuer le nerf tégumentaire récurrent (*ntr*) que nous avons décrit provisoirement comme étant d'origine protocérébrale.

Les nerfs des chélicères naissent de la face ventrale des lobes deutocérébraux ; peu après leur origine, ils se divisent en une branche principale et deux petits rameaux satellites.

Les nerfs viscéraux naissent des lobes deutocérébraux au voisinage immédiat du point d'origine de la commissure deutocérébrale ; ils s'appliquent contre les parois latérales de l'œsophage pour se renfler en ganglions bien décrits par M. A. Milne-Edwards.

En résumé, le cerveau de la Limule se compose de deux segments, le protocérebron et le deutocérébron.

Le *protocérébron*, qui innerve l'œil composé, l'ocelle médian et la fossette sensorielle de Patten, est entièrement pré-œsophagien et fondamentalement identique au protocérébron des Crustacés et des Insectes. On y retrouve un ganglion optique et un corps pédonculé, constitués comme chez ces animaux ; toutefois, chez la Limule, ce dernier atteint des proportions vraiment colossales.

Le *deutocérébron*, qui innerve les chélicères et fournit les racines du système nerveux viscéral, est formé d'une paire de lobes réunis par une commissure *pré-œsophagienne*, mais à l'encontre de ce qui s'observe chez les Crustacés, les Myriapodes et les Insectes, il n'est point différencié en vue des perceptions olfactives.

Les chélicères en effet, bien qu'homologues des antennes des Insectes et des antennules des Crustacés, ne sont point appropriés à l'olfaction.

II. — Aperçu général de l'organisation du système nerveux des Articulés.

Dès l'année 1881, au cours de mes recherches sur le développement post-embryonnaire des Insectes (1), mon attention fut attirée vers la structure interne des centres nerveux des Arthropodes. Je ne tardai pas à reconnaître que ce sujet, pour être entouré de réelles difficultés, n'en était pas moins de ceux qui promettent une ample récolte. A partir de cette époque, je me mis entièrement à son étude et ne tardai point à achever un certain nombre d'études monographiques (2) qui furent publiées dans ces *Annales*. Durant dix années, je n'ai cessé d'y travailler, et maintenant je suis enfin en mesure de donner une idée générale du plan d'organisation du système nerveux dans les principaux groupes d'Arthropodes. Mais je dois dire que je ne serais pas encore arrivé à cette vue d'ensemble, si je n'avais été aidé par les remarquables recherches de M. Saint-Rémy (3) qui, le premier, a décrit la structure du cerveau des Myriapodes, des Arachnides et du Péripate.

Aperçu de la structure histologique des centres nerveux. — Depuis l'époque ou j'ai commencé mes recherches, l'étude de la structure histologique des centres nerveux m'a préoccupé au moins autant que le côté anatomique du sujet. Mais

(1) H. Viallanes, *Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement post-embryonnaire de ces animaux* (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XIV).

(2) *Le ganglion optique de la Langouste* (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XVIII).
Le ganglion optique de la Libellule (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XVIII).
Le ganglion optique de quelques larves de Diptères (*Ann. sc. nat. zool.*, 6e série, t. XIX).
Le cerveau de la Guêpe (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. II).
Le cerveau du Criquet (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. IV).

(3) Saint-Rémy, *Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates* (*Arch. zool. exp.*, vol. III *bis*). Je ne saurais trop faire l'éloge de ce mémoire, qui représente une somme considérable de travail difficile et consciencieux.

c'est seulement dans ces dernières années que je suis parvenu à obtenir des préparations complètement démonstratives; leur étude m'a permis de publier récemment sur l'histologie du système nerveux des résultats qui me semblent très nouveaux et d'un intérêt réel au point de vue de l'anatomie générale (1); je les résume en y ajoutant le résultat d'investigations plus récentes :

Les cellules nerveuses se présentent sous deux formes : les unes appartiennent au type normal et méritent le nom de *cellules ganglionnaires* proprement dites; les autres sont modifiées et connues sous le nom de *cellules chromatiques* ou de *noyaux ganglionnaires*.

Les *cellules ganglionnaires* proprement dites appartiennent pour la plupart au type unipolaire (2); le noyau est arrondi et pourvu d'un très gros nucléole, le protoplasma abondant présente la texture fibrillaire connue depuis longtemps chez les Vertébrés; ce protoplasma se prolonge en un cylindraxe axe également fibrillaire, ayant exactement les mêmes réactions chimiques et le même aspect.

Les cellules ganglionnaires, qui sont situées exclusivement à la surface des ganglions, généralement du côté ventral, envoient leur prolongement cylindraxile dans la masse même du ganglion. D'ordinaire ce prolongement ne tarde pas à en ressortir pour se continuer dans un nerf; mais auparavant il émet une ou plusieurs branches secondaires très grêles, qui se ramifient et se perdent dans la substance du ganglion.

Les cellules ganglionnaires n'ont point de membrane pro-

(1) H. Viallanes, *Contributions à l'histologie du système nerveux des Invertébrés. La lame ganglionnaire de la Langouste* (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. XIII). On trouvera l'indication détaillée des méthodes qui m'ont permis d'obtenir ces résultats nouveaux dans mon mémoire intitulé *Recherches anatomiques et physiologiques sur l'œil composé des Crustacés et des Insectes* (*Ann. sc. nat.*, 17e série, t. XIII, p. 356).

(2) Fréquemment, en particulier dans les ganglions de la chaîne ventrale, le cylindraxe se divise aussitôt en deux grosses branches qui se portent, l'une en avant, l'autre en arrière, pour se continuer dans les connectifs.

pre, mais sont revêtues d'une enveloppe névroglique (1), se présentant sous l'aspect d'une substance homogène et transparente, parsemée de petits noyaux (2).

Noyaux ganglionnaires (Dietl) ou *cellules chromatiques*. Dans certaines régions du cerveau on trouve des cellules nerveuses modifiées, en ce sens que le protoplasma est réduit à sa plus simple expression, c'est-à-dire à une couche extrêmement mince, à peine visible, enveloppant un noyau normal, mais généralement plus riche en chromatine que celui des cellules nerveuses ordinaires.

Ces éléments émettent chacun un prolongement très fin, qui s'enfonce dans la substance du ganglion. Ils sont rarement pourvus d'une gaine névroglique individualisée, mais sont, ainsi que leurs prolongements, plongés au sein d'une gangue névroglique commune.

Les noyaux ganglionnaires ne sont point répartis dans tous les points du système nerveux, mais localisés dans certaines régions du cerveau où ils sont associés exclusivement aux corps pédonculés, aux ganglions optiques et aux lobes olfactifs; ce sont donc des éléments spéciaux aux centres psychiques et à ceux de la sensibilité spéciale.

Les *nerfs* sont formés par des cylindraxes susceptibles de se diviser, ayant exactement l'aspect et les réactions chimiques du protoplasma des cellules ganglionnaires. Chacun d'eux est revêtu d'une gaine tubuleuse formée d'une substance homogène parsemée de noyaux et identique à tous les points de vue à l'enveloppe névroglique de ces mêmes cellules.

(1) J'emploie le mot névroglie au sens physiologique, pour indiquer un tissu de soutien des éléments nerveux; mais je ne prétends point que la névroglie des Invertébrés soit rigoureusement assimilable à celle des Vertébrés dont la nature donne lieu, aujourd'hui encore, à tant de controverses.

(2) Ceux-ci ne sauraient en aucune manière être confondus avec des noyaux appartenant à des cellules nerveuses, car sous l'influence de l'hématoxyline cuprique ils ne se colorent pour ainsi dire pas, tandis que les noyaux, le protoplasma et les prolongements protoplasmiques (cylindraxes) des cellules nerveuses se colorent avec une très grande intensité.

Structure des masses ganglionnaires. — Quand sur une coupe on examine la partie centrale d'une masse ganglionnaire, on la trouve constituée par une gangue névroglique homogène dans laquelle plongent de petits noyaux (1); cette substance est de même nature que celle qui forme l'enveloppe des cellules nerveuses et la gaine des cylindraxes, elle se continue d'ailleurs avec l'une et l'autre de ces formations. Un fouillis très serré de cylindraxes de toutes tailles est plongé au sein de la gangue névroglique; ceux-ci pour la plupart s'y ramifient en branches de plus en plus ténues qui souvent semblent se terminer par des pointes d'une finesse extrême, mais qui ne s'anastomosent que très rarement (fig. 3).

Les cylindraxes qui entrent ainsi dans la constitution de la partie centrale des masses ganglionnaires, peuvent être distingués en trois catégories :

1° Les *cylindraxes centrifuges*, qui sont toujours d'un fort calibre, naissent des cellules ganglionnaires les plus volumineuses; ils traversent la substance centrale, puis en ressortent pour se continuer dans les nerfs dont ils constituent les filets moteurs. Mais durant leur trajet ils émettent quelques branches extrêmement grêles qui ne tardent pas à se perdre dans le fouillis fibrillaire qui forme la substance centrale.

2° Les *cylindraxes centripètes.* — Ils sont toujours beaucoup plus grêles que les cylindraxes moteurs, surtout s'ils sont affectés à la sensibilité spéciale. Ils pénètrent dans la substance centrale des masses ganglionnaires, et après un trajet plus ou moins long s'y divisent en branches de plus en plus fines, qui se perdent au milieu du fouillis fibrillaire; mais *ils n'ont jamais été suivis jusqu'à des cellules*. Je dirai même que rien ne donne lieu de sup-

(1) Ces noyaux ont le même aspect et les mêmes réactions que ceux qui sont développés dans la gaine névroglique des tubes et des cellules; il est impossible de le confondre avec aucun élément nerveux si on emploie un colorant convenable (hématoxyline cuprique).

poser qu'ils se terminent en s'unissant à ces éléments.

3° Les *cylindraxes intrinsèques*. — Ils naissent de cellules généralement moins volumineuses que les cellules motrices, et s'il s'agit de centres de la sensibilité spéciale, d'éléments dont le protoplasma est réduit à une couche extrêmement mince (noyaux ganglionnaires). Ces cylindraxes, dont le volume est proportionné à celui des cellules qui les fournissent, s'enfoncent dans la substance centrale, s'y

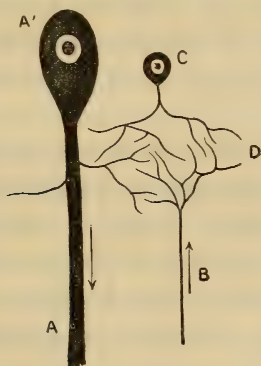


Fig. 3. — Schéma de l'organisation des centres nerveux. — A, fibre centrifuge; A', cellule motrice; B, fibre centripète; C, cellule nerveuse; D, fouillis fibrillaire constituant la masse centrale du ganglion ou substance ponctuée.

divisent en branches de plus en plus fines et forment ainsi un lacis fibrillaire souvent très serré.

Ainsi la substance centrale des masses ganglionnaires est entièrement formée par un fouillis de cylindraxes d'origines diverses et plongés au sein d'une matière névroglique. Dans les points où ils sont de grande taille ou ordonnés en faisceaux bien définis, leur présence a été reconnue depuis longtemps, et ces régions ont été désignées sous le nom de masses fibreuses, faisceaux fibreux, etc. Mais en beaucoup d'autres places et notamment dans la lame ganglionnaire, les masses médullaires du ganglion optique, le corps central, le lobe olfactif, etc., les cylindraxes sont très fins, très irréguliers de direction, et le fouillis qu'ils forment remarquablement serré, bien qu'on

puisse toujours le résoudre quand on emploie une bonne méthode et un grossissement suffisant. Avant que la structure intime de ces régions ait été définie, on les disait formées de *substance ponctuée;* ce mot doit disparaître, car il exprime seulement l'apparence grossière sous laquelle elles se montraient avant qu'on ait appliqué à leur étude des méthodes convenables.

J'ajouterai qu'on trouve encore dans les centres nerveux différentes formations sur la nature desquelles nous sommes loin d'être fixés : c'est le cas des neurommatidies, ces singuliers organites que j'ai découverts dans la lame ganglionnaire des Crustacés.

Tels sont les résultats les plus généraux auxquels m'ont conduit des recherches entreprises depuis longtemps sur l'histologie du système nerveux. Je prie le lecteur de considérer ce trop rapide aperçu, seulement comme une communication préliminaire à une publication définitive que je prépare, et où seront exposés et critiqués les travaux de mes devanciers.

Phénomènes généraux du développement du système nerveux. — Chez les Arthropodes le système nerveux se constitue ainsi : suivant deux lignes situées en dehors du plan médian, les cellules ectodermiques s'épaississent ; il en résulte deux bourrelets dits « bourrelets primitifs » s'étendant d'une extrémité à l'autre de l'embryon. Dans leur partie céphalique qui formera le cerveau, ils divergent et s'incurvent en dehors; dans leur partie postérieure qui deviendra la chaîne ventrale, ils sont parallèles l'un à l'autre (1); c'est ce que

(1) M. L. Roule a observé que chez les Annélides (*Études sur le développement des Annélides*, *Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. VII) le système nerveux se développe aux dépens non de deux bourrelets primitivement séparés, mais d'une ébauche originairement impaire qui se décompose ensuite en deux bandes latérales, et il a pensé que cette même formule était applicable aux Arthropodes. Je ne puis partager cette manière de voir; les belles recherches de M. W. Wheeler (*The embryology of Blatta germanica and Doriphora decemlineata*, *Journ. of morph.*, vol. III, 1889) et les miennes propres (*Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse*, *Ann. sc. nat. zool.*, 17e série, t. II) montrent que chez les

montre bien le diagramme (Pl. 12, fig. 14) emprunté au développement de la Mante.

Les cellules ectodermiques épaissies (Pl. 11, fig. 6) qui constituent les bourrelets primitifs se divisent en deux couches, l'une superficielle (*dermatogène*), l'autre profonde (*gangliogène*). A une période plus ou moins précoce suivant la région considérée, la couche des cellules dermatogènes se sépare de la couche des cellules gangliogènes pour devenir l'hypoderme.

Quant aux cellules gangliogènes, en se multipliant (Pl. 11, fig. 7, *cg*) elles donnent naissance par leur face profonde aux cellules ganglionnaires définitives (*cgl*) qui s'accumulent en couches épaisses; leur rôle étant alors terminé, elles dépérissent, puis disparaissent par dégénérescence (1).

En même temps que ces modifications s'accomplissent, les bourrelets primitifs se renflent au niveau de chaque somite (Pl. 12, fig. 15); simultanément les cellules ganglionnaires développent par leur face profonde une substance fibrillaire (Pl. 11, fig. 7, *nf*) qui constituera la substance blanche des ganglions, les commissures et les connectifs; les bourrelets primitifs se soudent alors sur la ligne médiane par leurs parties renflées pour constituer les ganglions de la chaîne ventrale; c'est ainsi que cette dernière revêt l'aspect que j'ai représenté (Pl. 12, fig. 16). Plus tard les nerfs en naissent sous forme de bourgeons obtus qui croissent du

Insectes, les bourrelets primitifs sont séparés dès l'origine. On ne peut d'ailleurs me refuser d'avoir fait sur ce point des recherches particulièrement soigneuses, puisque j'ai pu découvrir sur l'histogenèse du système nerveux des faits qui avaient échappé à mes devanciers et qui depuis ont été complètement confirmés par d'autres observateurs.

(1) Avant la publication de mes recherches sur le développement des Insectes (*Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse; Ann. sc. nat. zool.*, 17e série, t. II), les embryologistes s'accordaient à regarder les cellules ganglionnaires comme des dérivés directs des cellules ectodermiques qui forment les bourrelets primitifs; j'ai le premier montré que cette opinion était erronée, et établi le véritable mécanisme de la formation des cellules ganglionnaires. Depuis, mes recherches ont été reprises et leurs résultats confirmés par M. Wheeler (*Neuroblasts of Arthropods embryo*, *Journal of morphology*, vol. IV, n° 3) qui d'ailleurs a pleinement reconnu mes droits à la priorité.

centre à la périphérie pour aller gagner leur lieu de terminaison.

Caractères de la chaîne nerveuse embryonnaire. — La figure 16 (Pl. 12) montre l'aspect de la chaîne ventrale un peu avant que les nerfs commencent à bourgeonner. Autant que j'en puis juger d'après mes propres recherches et d'après celles des embryologistes qui m'ont précédé, cet état est commun à tous les Arthropodes. L'étude de ce stade est donc d'un grand intérêt pour qui cherche à comprendre la raison d'être des conditions si diverses qu'offre le système nerveux des animaux adultes.

Cette chaîne embryonnaire se distingue par les caractères suivants :

1° Chaque neuromère est logé dans le somite correspondant ;

2° Les commissures transversales sont dilatées et doubles ;

3° Les connectifs longitudinaux sont très courts écartés l'un de l'autre, et complètement enveloppés par les cellules ganglionnaires.

Modifications de la chaîne nerveuse embryonnaire. — La chaîne ventrale des Arthropodes adultes présente d'un type à l'autre des variations considérables ; tantôt les connectifs sont allongés et chaque ganglion logé dans le zoonite qu'il innerve, comme cela s'observe d'une manière particulièrement nette dans la région abdominale des Crustacés macroures. Ailleurs les connectifs sont très courts et les ganglions étroitement accolés, bien que toujours localisés dans les zoonites correspondants ; la partie de la chaîne thoracique du Crabe en fournit un exemple. Il arrive enfin que les ganglions perdent leur localisation primitive et sont concentrés loin des zoonites qu'ils innervent ; c'est ainsi que chez le Crabe les ganglions abdominaux sont logés dans le thorax et accolés en une masse qui à première vue paraît indivise.

Les zoologistes regardent l'état de dilatation longitudinale de la chaîne nerveuse comme la persistance d'une condition

embryonnaire, et au contraire l'état condensé comme le résultat d'un rapprochement effectif de masses ganglionnaires primitivement éloignées.

Cette interprétation ne saurait s'appliquer qu'à des circonstances spéciales ; dans la majorité des cas elle est en désaccord avec les faits. Examinons chez le Crabe l'organisation interne de la masse nerveuse thoracique : nous remarquons que par la brièveté des connectifs, l'englobement de ceux-ci par les cellules ganglionnaires, la dilatation des commissures transversales, elle rappelle d'une manière frappante les conditions d'une chaîne embryonnaire (1). Au contraire une chaîne dilatée, la chaîne abdominale de l'Écrevisse, par exemple, s'éloigne considérablement de l'état embryonnaire ; ici, en effet, les connectifs sont très allongés et dépouillés de cellules nerveuses, enfin les commissures sont si réduites, que les deux moitiés de chaque ganglion s'accolent intimement sur la ligne médiane.

Voici comment, au moins dans un très grand nombre de cas, doit être expliqué l'état dilaté ou contracté du système nerveux : Après que la chaîne ganglionnaire s'est constituée et a revêtu les caractères que nous avons décrits comme représentant un état commun à tous les Arthropodes, les somites s'accroissent. Si chaque neuromère reste adhérent au somite correspondant, les connectifs devront s'allonger pour suivre cet accroissement et la chaîne sera dilatée, comme on peut l'observer chez les Isopodes, les Orthoptères, les larves de Lépidoptères, etc. Si au contraire la chaîne perd prématurément ses adhérences avec les somites, les connectifs resteront courts, les nerfs seuls s'étireront et les neuromères perdront leur localisation primitive ; ainsi se constituera un système nerveux condensé. L'exemple le plus typique qu'on puisse citer de ce cas est fourni par les Muscides, dont j'ai suivi le développement avec une attention spéciale.

(1) L'étude de la masse thoraco-abdominale des Crustacés brachyures est très instructive à cet égard.

L'embryon d'une Mouche est pourvu d'un système nerveux embryonnaire typique, c'est-à-dire en tous points semblable à celui que j'ai représenté (Pl. 12, fig. 16), chaque neuromère étant logé dans le somite correspondant ; mais un peu avant la sortie de l'œuf, la chaîne, perdant toute adhérence avec les parois du corps, cesse de suivre l'accroissement de ceux-ci ; il en résulte que les connectifs restent extrêmement courts, tandis que les nerfs s'allongent beaucoup. Aussi chez la larve de Mouche voyons-nous toute la chaîne ventrale représentée par une petite masse nerveuse sous-œsophagienne qui à l'œil nu semble indivise, mais que les coupes nous montrent offrant tous les caractères de la chaîne embryonnaire typique. L'état condensé du système nerveux des larves de Muscides résulte donc d'une simple arrêt de développement et non, comme l'a prétendu M. Künckel d'Herculais (1) du rapprochement effectif de masses ganglionnaires écartées chez l'embryon (2).

Il ne faudrait pourtant pas se hâter de généraliser et regarder toute condensation de la chaîne comme la persistance d'un état embryonnaire du système nerveux ; on rencontre en effet des cas nombreux de coalescence effective de masses ganglionnaires écartées. Chez un grand nombre d'Insectes, les Lépidoptères par exemple, la chaîne embryonnaire se dilate longitudinalement pour devenir la chaîne larvaire ; durant la nymphose, cette chaîne larvaire se contracte effectivement par suite d'un raccourcissement des connectifs. Un phénomène analogue se produit sans doute bien souvent au cours des métamorphoses que subissent tant d'Arthropodes, on doit l'observer notamment pour la région abdominale des Crabes dont la larve est macroure.

Lorsque la chaîne ganglionnaire se dilate longitudinalement, les connectifs se dépouillent toujours des cellules

(1) *Comptes rendus Acad. sc.* Paris, t. LXXXIX, 1879, p. 491.

(2) Au moment de la métamorphose, après que les téguments et les muscles larvaires ont disparu par histolyse, et que les téguments et les muscles de l'image se développent pour les remplacer, la chaîne se dilate en allongeant ses connectifs pour revêtir ainsi son aspect définitif.

ganglionnaires qui les revêtaient chez l'embryon. Mais d'ordinaire d'autres modifications accompagnent encore cet étirement; les commissures primitivement doubles se fusionnent et se raccourcissent beaucoup, si bien que les deux moitiés de la chaîne tendent à se confondre en un cordon unique et médian (1). Cette tendance à la concentration latérale de la chaîne se manifeste surtout dans les formes supérieures et semble ne point exister chez les autres; l'Apus en fournit un bon exemple; chez ce Crustacé, en effet, la chaîne, malgré qu'elle soit très dilatée longitudinalement, conserve toujours les connectifs et les masses ganglionnaires très écartées de la ligne médiane; de plus, les commissures restent doubles.

Si la réduction des commissures caractérise souvent les chaînes dilatées, le contraire s'observe dans les chaînes condensées; l'étude de la masse nerveuse thoracique du Crabe et du Maïa m'en a fourni la preuve.

En résumé :

1° Une chaîne nerveuse dilatée longitudinalement ne représente jamais un état primitif, car elle résulte de l'étirement des connectifs toujours très courts chez l'embryon;

2° Une chaîne nerveuse longitudinalement concentrée peut résulter : soit de la persistance d'une condition embryonnaire, soit du raccourcissement effectif des connectifs d'une chaîne qui s'était dilatée pour satisfaire aux exigences de la vie larvaire.

On conçoit aisément que chez une même espèce, chacune des régions de la chaîne puisse avoir été le siège de l'un ou de l'autre de ces phénomènes.

ORGANISATION DU CERVEAU DES INSECTES.

Je me propose de résumer brièvement les traits essentiels de l'organisation du cerveau dans les principaux groupes

(1) Cette tendance des chaînes dilatée longitudinalement à la concentration latérale des masses ganglionnaires a été mise en évidence par M. E.-L. Bouvier (*Le système nerveux des Crustacés décapodes et ses rapports avec l'appareil circulatoire. Ann. sc. nat.*, 7e série, t. VII).

d'Arthropodes. Si je débute par les Insectes, c'est que le système nerveux de ces animaux nous est plus complètement connu tant à l'état adulte que dans les phases du développement. Je prendrai pour type de mes descriptions le cerveau des Orthoptères dont j'ai fait une étude détaillée (1); il nous sera ensuite aisé de faire comprendre les modifications de cet organe suivant les groupes. Je prie le lecteur de bien vouloir suivre mes descriptions sur la figure schématique que j'ai dessinée (Pl. 12, fig. 20).

Le cerveau ou ganglion cérébroïde des Insectes est une masse nerveuse située en avant et au-dessus de l'œsophage et formée de trois segments répondant aux trois premiers zoonites céphaliques.

Le premier segment cérébral ou *protocérébron* innerve les yeux, c'est le siège des perceptions visuelles; de plus, c'est en lui que résident les centres psychiques comme aussi ceux qui coordonnent les mouvements généraux.

Le deuxième segment ou *deutocérébron* innerve les antennes, c'est le siège des perceptions tactiles et olfactives.

Le troisième segment ou *tritocérébron* innerve le labre et la partie initiale du tube digestif, il est le siège des perceptions gustatives.

Ajoutons pour terminer ce premier aperçu que les deux premiers segments cérébraux sont entièrement pré-œsophagiens, c'est-à-dire que les masses latérales qui les composent, comme aussi les fibres commissurales qui unissent ces dernières, sont situées *en avant* du tube digestif (*œ*). Il n'en est plus de même pour la troisième région (*tr*); toutes les fibres qui en réunissent les deux moitiés passent *en arrière* de l'œsophage, pour constituer une commissure (*ctc*) connue sous le nom de commissure transverse de l'anneau œsophagien (2).

(1) H. Viallanes, *Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés*; 1er mémoire : *Le cerveau du Criquet* (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série, t. IV).

(2) Cette commissure était connue depuis longtemps, mais j'ai le premier montré quelle était sa véritable nature.

Protocérébron. — Il se compose d'une masse moyenne et de deux masses latérales connues sous le nom de *ganglions optiques* et séparées de cette dernière par un étranglement (*to*).

Ganglion optique. — Il est formé d'une série de trois masses ganglionnaires intercalées entre l'œil composé et la masse protocérébrale moyenne et qui sont : la *lame ganglionnaire* (*lg*), la *masse médullaire externe* (*me*), la *masse médullaire interne* (*mi*).

Les fibres post-rétiniennes (*fpr*) issues des ommatidies se jettent dans la lame ganglionnaire (*lg*), laquelle s'unit en dedans par des fibres (*che*) chiasmatiques (*chiasma externe*) à la masse médullaire externe. Cette dernière est reliée à la masse interne par des fibres (*chi*), les unes chiasmatiques (*chiasma interne*), les autres directes ; enfin la masse médullaire interne s'unit à la partie moyenne du protocérébron par des fibres directes (*tractus optique*, *to*).

Ajoutons pour terminer que les masses médullaires internes de droite et de gauche sont directement reliées l'une à l'autre par des fibres (*cordon commissural*) qui franchissent la ligne médiane (1).

La *masse protocérébrale moyenne* est composée de deux lobes intimement soudés sur la ligne médiane, ils englobent les *corps pédonculés*, le *corps central* et le *pont des lobes protocérébraux*.

Lobes protocérébraux (*lpc*). — Ils sont intimement soudés sur la ligne médiane et de plus traversés par un grand nombre de fibres commissurales qui unissent leurs parties symétriques. Les lobes protocérébraux donnent naissance aux nerfs ocellaires (*noc*) ; chacun de ceux-ci immédiatement après sa sortie se divise en deux branches : l'une se rend à

(1) Le tractus optique, d'ordinaire, s'étire et s'amincit pour prendre l'aspect d'un nerf unissant le ganglion optique au reste du cerveau ; on le désigne alors d'ordinaire sous le nom de nerf optique. Mais il arrive souvent que le tractus reste court et que l'élongation porte sur un autre point, soit sur les fibres post-rétiniennes (larves de beaucoup d'Insectes, Arachnides et Limule), soit sur le chiasma externe (Mouche), ou enfin sur le chiasma interne (Locuste). Les anatomistes ont indistinctement désigné sous le nom de nerf optique toute portion étirée du ganglion quelle que soit sa nature.

l'ocelle latéral correspondant, l'autre à l'ocelle médian ; ce dernier reçoit donc deux nerfs venant l'un du lobe droit, l'autre du lobe gauche.

Corps pédonculés (*pc*). — Dans chacun des lobes protocérébraux est implanté un corps pédonculé. Cet organe est constitué par une trame de fibrilles extraordinairement fines et serrées ; il a la forme d'un champignon dont le chapeau creusé en calice émerge à la surface du cerveau et dont la tige se ramifie en deux racines terminées par des bouts arrondis (1).

La concavité du chapeau ou *calice* du corps pédonculé est remplie par un amas de cellules unipolaires à protoplasma réduit et généralement désignées sous le nom de noyaux ganglionnaires.

Les corps pédonculés sont réunis l'un à l'autre par des fibres commissurales ; de plus ils s'unissent au ganglion optique correspondant et au corps central (*cc*) ; enfin par l'intermédiaire d'un système de fibres extrêmement remarquable que je décrirai plus loin sous le nom de *chiasma optico-olfactif*, ils se relient aux lobes olfactifs.

Pont des lobes protocérébraux (2). — Sur la ligne médiane, entre les points d'émergence des nerfs ocellaires, on trouve à la surface du cerveau une bandelette de structure très remarquable unissant comme un pont les deux moitiés du cerveau. Cette formation (*plp*), dont la constitution intime et les connexions me sont insuffisamment connues, semble jouer un rôle important, puisqu'elle existe aussi bien chez les Insectes que chez les Crustacés.

Corps central (*cc*). — Cet organe entièrement constitué par une trame fibrillaire des plus fines et des plus serrées, se présente sous l'aspect d'une épaisse calotte hémisphérique située sur la ligne médiane et englobée par les lobes céré-

(1) Les deux racines sont désignées sous les noms de *tubercule interne* et *tubercule antérieur ;* ces tubercules prennent souvent un développement considérable (Blatte, Abeille).

(2) Cette partie si curieuse a été découverte par moi chez la Guêpe, puis je l'ai retrouvée depuis dans tous les ordres d'Insectes.

braux; c'est comme un poste central vers lequel convergent des fibres venues de tous les points du cerveau ; il se relie en effet aux lobes cérébraux, aux corps pédonculés, aux ganglions optiques, aux lobes olfactifs par des faisceaux fibreux bien différenciés.

Écorce ganglionnaire des lobes protocérébraux. — Le bord antérieur des lobes protocérébraux est revêtu par une couche de cellules ganglionnaires (*cg*) dont les prolongements se rendent aux connectifs, les uns directement, les autres en s'entre-croisant sur la ligne médiane.

Deutocérébron. — Il se compose de deux lobes hémisphériques (*lobes olfactifs*, *lo*) hautement différenciés en vue des perceptions sensorielles spéciales, et reliés l'un à l'autre par une masse médullaire peu différenciée (*lobe dorsal*, *ld*) d'où naissent les fibres motrices et celles de la sensibilité générale.

Les *lobes olfactifs* sont caractérisés par la présence de formations désignées sous le nom de *glomérules olfactifs* (1), et dont la structure est caractéristique ; ils sont revêtus de cellules à protoplasma réduit (noyaux ganglionnaires).

Les deux lobes olfactifs sont unis l'un à l'autre par des fibres commissurales, en outre chacun d'eux se relie au corps central et aux lobes protocérébraux et tritocérébraux du côté correspondant. Mais leurs connexions les plus remarquables sont celles qui s'établissent par l'intermédiaire du *chiasma optico-olfactif*.

Chiasma optico-olfactif. — C'est un système de fibres partiellement entre-croisées sur la ligne médiane, reliant chaque lobe olfactif d'une part au ganglion optique et au corps pédonculé du côté correspondant ; d'autre part à ces mêmes parties du côté opposé.

L'existence du chiasma optico-olfactif semble répondre

(1) Je ne suis pas encore fixé d'une manière définitive sur l'organisation des glomérules olfactifs, je dirai seulement que par plusieurs caractères ils rappellent les petits organes que j'ai découverts dans la lame ganglionnaire et décrits sous le nom de neurommatidies.

à une nécessité physiologique, puisqu'on le constate non seulement chez tous les Arthropodes pourvus d'yeux et d'organes olfactifs différenciés, mais aussi chez les Vertébrés, où nous voyons de même les lobes optiques du cerveau reliés aux lobes olfactifs par des fibres entre-croisées (1).

Origine du nerf antennaire. — Ce nerf (*na*) est pourvu de deux racines : l'une ventrale, composée exclusivement de fibres affectées à la sensibilité spéciale, sort du lobe olfactif; l'autre dorsale, qui renferme à la fois des fibres motrices et des fibres de la sensibilité générale, sort au contraire du lobe dorsal du dentocérébron.

Ajoutons encore que ce même lobe donne naissance aux racines (*rvd*) des ganglions latéraux du stomatogastrique, et à une paire de petits nerfs tégumentaires (*nt*).

Tritocérébron. — Cette région du cerveau est chez l'Insecte représentée par une paire de masses ganglionnaires (*gœ*) écartées de la ligne médiane et rigoureusement homologues aux *ganglions œsophagiens* (2) des Crustacés; on peut par conséquent les désigner sous ce même nom.

Les ganglions œsophagiens se relient en avant au deutocérébron, en arrière ils sont en continuité avec les connectifs.

Bien que nettement situés en avant de la bouche, les ganglions œsophagiens n'en doivent pas moins être considérés comme des centres post-œsophagiens; ils sont en effet reliés l'un à l'autre par des fibres passant toutes en *arrière* de l'œsophage. Celles-ci forment une commissure (*ctc*) parfaitement individualisée, connue sous le nom de *commissure transverse de l'anneau œsophagien*, mais

(1) Cette similitude a pour la première fois été mise en évidence par Bellonci (*Intorno alla struttura ed alle connessioni dei lobi olfattorii negli Arthropodi superiori e nei Vertebrati. Reale Accademia dei Lincei*, 3e série, vol. XIII, 1882).

(2) Chez les Crustacés ils sont improprement appelés ganglions mandibulaires par beaucoup d'auteurs, en réalité ils ne donnent naissance à aucun filet destiné à la mandibule, comme l'a démontré M. Mocquard dans son excellent travail sur le système nerveux viscéral des Crustacés (*Recherches anatomiques sur l'estomac des Crustacés podophthalmaires. Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XVI).

qui mériterait mieux le nom de commissure *tritocérébrale*.

Les ganglions œsophagiens donnent naissance à deux paires nerveuses, le nerf du labre (*nl*) et la racine du ganglion frontal (*rvt*). Ces deux filets nerveux ont origine commune, ils sortent du centre en contact l'un avec l'autre, et même dans la plupart des cas se séparent d'un tronc commun.

Ajoutons pour terminer que la racine du ganglion frontal se dédouble souvent en deux faisceaux parallèles; c'est ce que montre le schéma (1).

Le *système stomatogastrique* des Insectes se compose :

1° D'une série de trois ganglions impairs ($gv^1 gv^2 gv^3$) répondant à la ligne médio-dorsale de l'œsophage et unis l'un à l'autre par un cordon nerveux médian. Le premier de ces ganglions, connu sous le nom de *ganglion frontal*, s'unit aux ganglions œsophagiens (2) par une paire de racines (*rvt*) mentionnée plus haut.

2° D'une paire (*gvl*) de ganglions latéraux (3) situés sur les côtés de l'œsophage. Chacun d'eux s'unit d'une part au lobe deutocérébral correspondant par une racine (*rvd*) déjà meutionnée; d'autre part, à la chaîne des ganglions médians par une commissure spéciale.

MODIFICATIONS DU CERVEAU DANS LES DIFFÉRENTS TYPES D'INSECTES.

Quand on étudie le cerveau d'une manière comparative dans les principaux groupes d'Insectes, on reconnaît que cet organe présente d'un type à l'autre des différences de structure considérable. Je crois ne rien exagérer et donner de l'importance de celles-ci une idée exacte, en disant que

(1) C'est ce qui s'observe par exemple chez le *Bombyx mori* comme Newport l'a bien décrit.

(2) Nous avons montré plus haut que ces racines ont la même origine que le nerf du labre dont souvent même elles ne sont qu'une branche.

(3) Chacun de ceux-ci est très fréquemment dédoublé en deux petits ganglions, le ganglion angien et le ganglion trachéen d'Émile Blanchard.

le cerveau de la Guêpe diffère de celui de la Sauterelle autant que le cerveau de l'Homme diffère de celui de la Grenouille.

Mais quand on porte ses investigations sur un grand nombre de types, on se convainc rapidement que les traits essentiels d'organisation décrits dans le chapitre précédent demeurent toujours, quel que soit le groupe considéré. Quant aux différences que nous signalerons, leur étude intéresse à un haut degré le biologiste ; mais pour le morphologiste elles sont d'importance moindre, car elles semblent répondre au genre de vie et au développement intellectuel, bien plus qu'à la parenté des espèces.

Il est aisé de reconnaître les conditions physiologiques qui déterminent les modifications anatomiques du cerveau. Celles-ci sont corrélatives :

1° Au régime alimentaire ;

2° Au perfectionnement des sens ;

3° Au perfectionnement des facultés psychiques.

A première vue, il peut paraître singulier que le régime alimentaire ait une influence sur la structure cérébrale ; mais on cesse de s'en étonner si l'on réfléchit que les dimensions du collier œsophagien sont commandées par le calibre même de la portion initiale du tube digestif.

Chez ceux qui se repaissent de matières solides, dont l'œsophage est large (Orthoptères et Coléoptères), les connectifs sont allongés, la commissure sous-œsophagienne libre dans toute son étendue, le tritocérébron bien dégagé du segment cérébral précédent.

Au contraire, chez les Insectes se nourrissant d'aliments fluides (Hyménoptères, Lépidoptères, Diptères, Hémiptères), l'œsophage est étroit et les centres nerveux qui l'entourent sont très condensés ; les connectifs demeurent courts à l'extrême, aussi le tritocérébron est-il soudé intimement d'une part au deutocérébron, d'autre part au ganglion mandibulaire ; quant à la commissure sous-œsophagienne englobée par la substance de ce dernier, elle n'est plus reconnaissable que par l'étude attentive des coupes.

Il est facile de se convaincre de la relation existant entre le développement des centres nerveux et celui des organes des sens ; ainsi chez la Libellule dont l'œil est si volumineux, le ganglion optique acquiert des dimensions inusitées; en revanche, chez ce même Insecte dont les antennes sont très petites, le lobe olfactif devient presque rudimentaire.

Les Fourmis nous montrent des conditions inverses : le lobe olfactif est très développé (1), le ganglion optique réduit, dans quelques cas même complètement atrophié, lorsque les yeux ont disparu (2).

Le développement et la complication organique du corps pédonculé est *chez les Insectes* en relation évidente avec le perfectionnement des facultés psychiques. Dujardin le premier l'a indiqué; plus récemment, M. Forel l'a mis hors de doute : ce naturaliste a observé, et j'ai moi-même constaté que chez l'Abeille et la Fourmi le corps pédonculé est beaucoup plus développé chez les ouvrières que chez les individus sexués. Le développement des corps pédonculés n'est point corrélatif à celui des organes visuels, ces corps sont en effet presque rudimentaires chez les Libellules dont les yeux sont si développés; au contraire, chez les Fourmis aveugles (Typhlopone), ils sont aussi parfaits et aussi volumineux que chez les Fourmis d'espèces voyantes.

On remarque en outre que, dans un même ordre, les corps pédonculés se montrent d'autant plus perfectionnés que les espèces manifestent une intelligence plus élevée. Ainsi, parmi les Orthoptères, les Blattes, les Forficules, les Grillons, qui témoignent de facultés psychiques relativement élevées, ont des corps pédonculés plus perfectionnés que ceux des Criquets, ces grossiers herbivores qui n'ont point d'industrie.

(1) Lorsque le lobe olfactif se perfectionne il se divise en deux lobules secondaires caractérisés, le premier par des glomérules volumineux, et le second par des glomérules de taille réduite.

(2) Fait observé par Rabl-Ruckhard pour le genre *Typhlopone* (*Stüdien über Insectengehirne. Archiv f. Anat. und Wiss. Medicin*, 1875, p. 480). M. Packard a également signalé la réduction ou l'atrophie complète du ganglion optique chez divers Insectes cavernicoles (*The cave fauna of North America. National Academy of sciences*, vol. IV).

Le perfectionnement organique du corps pédonculé se traduit non seulement par l'accroissement de son volume, mais encore par la complication de sa structure.

Ainsi dans les groupes inférieurs quant aux facultés psychiques, la tige ne se termine point par un calice saillant à la surface du cerveau, son extrémité simplement tronquée se manifeste à l'extérieur seulement par l'accumulation des noyaux ganglionnaires qui la couvrent (*Tabanus*, *Aeschna*).

Dans les types plus perfectionnés, l'extrémité de la tige fait saillie et se creuse en un calice (*Œdipoda*, *Caloptenus*).

Un degré de plus et chaque calice se dédouble en deux calices adjacents (*Periplaneta*).

Montons plus haut, les calices ainsi dédoublés s'accroissent pour revêtir presque toute la surface du cerveau (*Apis*, *Bombus*, *Xylocopia*).

Enfin, dans les types plus parfaits encore (*Vespa*), la paroi des calices se replie et devient sinueuse comme pour multiplier sa surface et prendre un aspect qui rappelle beaucoup celui des circonvolutions cérébrales des Vertébrés supérieurs.

DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DU CERVEAU DES INSECTES.

Le système nerveux central, nous l'avons déjà dit, se constitue tout entier aux dépens d'une paire de bourrelets primitifs étendus d'une extrémité à l'autre de l'embryon, et nous savons comment leur partie postérieure se développe pour former la chaîne ventrale ; voyons maintenant comment leur partie antérieure va constituer le cerveau.

Les bourrelets primitifs, dès qu'ils sont formés, montrent leur partie céphalique élargie et divisée en trois renflements (Pl. 12, fig. 14, I, II, III). Un peu plus tard, deux nouveaux renflements apparaissent en arrière de ceux-ci (Pl. 12, fig. 15 et 16, IV et V). C'est aux dépens de ces cinq paires de renflements primitifs que se constituera tout le cerveau.

Le *premier* (fig. 15 et 16, I) formera la lame ganglionnaire, le chiasma externe et la masse médullaire externe du ganglion optique.

Le *deuxième*, la masse médullaire interne du ganglion optique.

Le *troisième* se soudera avec son congénère *en avant* de l'œsophage pour former les lobes protocérébraux, les corps pédonculés et le corps central.

Le *quatrième* se soudera avec son congénère *en avant* de l'œsophage pour former le deutocérébron.

Le *cinquième* se soudera avec son congénère *en arrière* de l'œsophage pour former le tritocérébron.

Les phénomènes histogénétiques sont les mêmes dans le cerveau que dans le reste de la chaîne, ici encore les cellules ganglionnaires dérivent des cellules ectoblastiques non pas directement, mais par l'intermédiaire de cellules gangliogènes appelées à disparaître ensuite par dégénérescence.

Les lobes protocérébraux, deutocérébraux et tritocérébraux se constituent exactement comme le font les ganglions de la chaîne ventrale (1). Les parties telles que les corps pédonculés, le corps central, les lobes olfactifs ne sont qu'une différenciation de la substance ponctuée initiale. En revanche, le développement du ganglion optique présente des particularités qu'il est utile de connaître.

Développement du ganglion optique. — L'examen de coupes transversales, pratiquées selon la ligne *ab* (Pl. 12, fig. 14) dans la partie antérieure du bourrelet primitif à divers stades, permet de suivre tout le développement du ganglion optique, car ces sections intéressent à la fois les trois premiers renflements.

1er Stade. — L'ectoblaste épaissit ses cellules dans la région qui correspondra au bourrelet.

2e Stade (Pl. 11, fig. 6). — L'ectoblaste se divise en deux assises, l'ectoderme (*ec*) et la couche des cellules gangliogènes (*cg*). Pour le premier renflement, cette dernière s'écarte de l'ectoderme aussitôt qu'elle est formée, pour les autres renflements cette séparation est beaucoup plus tardive. La partie

(1) Pour plus de détails voir mes *Recherches sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante* (*Ann. sc. nat. zool.*, 7e série t. XI).

de l'ectoderme qui correspond au premier renflement prend le nom de *plaque optique* (*po*), elle se différenciera en effet pour former l'œil composé dont nous n'avons pas à suivre l'évolution.

3e Stade (Pl. 11, fig. 7). — La couche gangliogène (*cg*) produit une épaisse assise de cellules ganglionnaires (*cgl*). A la face profonde de cette dernière se différencie une substance purement fibrillaire (substance ponctuée primitive), qui apparaît sur trois points répondant aux trois premiers renflements. Un peu plus tard ces trois nodules fibrillaires (*nf*) sont débordés par la multiplication rapide des cellules ganglionnaires et complètement enveloppés par elles.

4e Stade (Pl. 11, fig. 8). — Le premier nodule s'étrangle et se divise en deux masses; l'externe devient la lame ganglionnaire (*lg*), l'interne la masse médullaire externe (*me*); la partie étranglée qui les sépare ordonne ses fibrilles pour constituer le chiasma externe (*che*). Le deuxième nodule devient la masse médullaire interne (*mi*) et s'unit par deux tractus fibreux, le chiasma interne (*chi*) et le tractus optique, d'une part à la masse médullaire externe, d'autre part au troisième nodule. Ce dernier se différencie pour devenir le lobe protocérébral (*lpc*) qui se soudera sur la ligne médiane avec son congénère.

Pendant que ces modifications s'accomplissent, les cellules gangliogènes (*cg*) dégénèrent. Pour le deuxième et le troisième renflement, elles se dissocient et disparaissent rapidement; c'est d'ailleurs ainsi que les choses se passent pour la chaîne ventrale. Pour le premier renflement il en est autrement, ici les cellules gangliogènes bien qu'ayant terminé leur rôle persistent longtemps et demeurent adhérentes; mais la couche qu'elles forment, refoulée par l'accroissement des cellules ganglionnaires, tend à s'invaginer.

5e Stade (Pl. 11, fig. 9). — La lame ganglionnaire (*lg*) a bourgeonné un faisceau (*fpr*) de fibres (fibres post-rétiniennes), qui s'accroissent du centre à la périphérie pour aller s'unir à la

plaque optique (*po*) en voie de devenir l'œil (1). Les masses de substance ponctuée sont toujours étroitement serrées les unes contre les autres et enveloppées de toute part par les cellules ganglionnaires. Les cellules gangliogènes du premier renflement persistent encore, bien que très dégénérées; elles sont complètement invaginées au sein des cellules ganglionnaires, où elles forment ce que j'ai appelé le bourrelet périlaminaire (*bpl*).

Chez les larves de Muscides (2), ce stade persiste sans changements durant toute la vie larvaire, et le développement reprend son cours régulier seulement au moment de la métamorphose.

6e Stade (Pl. 11, fig. 10). — Les masses médullaires commencent à s'écarter l'une de l'autre, et les cellules ganglionnaires se groupent en lobes bien divisés. Les derniers vestiges des cellules gangliogènes ont disparu.

7e et dernier Stade (Pl. 11, fig. 11). — La lame ganglionnaire (*lg*) émigre vers l'œil composé en dedans duquel il s'étale ainsi qu'un écran; pour suivre ce mouvement, les fibres des chiasmas (*che* et *chi*) et du tractus optique (*to*) s'allongent beaucoup.

Ainsi dans la région céphalique, comme dans le reste de la chaîne, le système nerveux embryonnaire est caractérisé par la concentration longitudinale des masses ganglionaires qui le constitue. La dissociation de celles-ci est le fait des progrès du développement (3).

(1) Disque imaginal de l'œil chez les larves de Muscides.

(2) H. Viallanes, *Le ganglion optique de quelques larves de Diptères* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XIV, art. n° 4).

(3) Nous ne pouvons clore l'histoire du développement du ganglion optique sans dire un mot d'une formation ectodermique transitoire qui affecte avec lui les connexions anatomiques les plus étroites. Au cours du développement en un point du lobe procéphalique voisin de la plaque optique, l'ectoderme s'invagine en doigt de gant; cette invagination que j'ai décrite sous le nom de *bourrelet intra-ganglionnaire* s'insinue entre les masses médullaires interne et externe (Pl. 11, fig. 7, 8 et 9, *bi*). Puis s'étranglant à son point d'origine elle se sépare de l'ectoderme, ensuite elle entre en dégénérescence et disparaît. C'est peut-être une trachée ou une glande céphalique transitoire. Heider qui l'a vue chez l'Hydrophyle (*Embryonalentwikelung von Hydro-*

Développement du système nerveux viscéral. — Nous n'avons pas de renseignements complets sur le développement du système nerveux viscéral, puisque nous ignorons encore l'origine des ganglions latéraux. Toutefois ce que nous savons offre déjà un intérêt réel.

Les trois ganglions médians se développent, comme je l'ai montré chez la Mante, aux dépens d'invaginations de la paroi dorsale du stomodeum. Le premier de ceux-ci (ganglion frontal), se réunit au tritocérébron par deux racines, originairement très courtes et revêtues de cellules ganglionnaires ; cette condition transitoire chez les Insectes persiste durant toute la vie chez les Myriapodes.

STRUCTURE DU CERVEAU DES MYRIAPODES ET DU PÉRIPATE.

Grâce aux recherches de M. Saint-Rémy (1), nous sommes aujourd'hui renseignés d'une manière complète sur la structure du cerveau de ces animaux.

Le cerveau des Myriapodes, bien qu'un peu moins perfectionné que celui des Insectes, est rigoureusement construit

phylus piceus, Iéna, 1889), Patten qui l'a retrouvée chez l'Acilius (*Studies on the eyes of Arthropods. Journ. of Morphology*, 1888) n'en ont pas suivi, comme je l'ai fait, le développement pas à pas et se sont complètement mépris sur sa véritable signification, car ils la considèrent comme contribuant à la formation du ganglion optique. M. Patten fait de l'étude du développement du système nerveux des Insectes une des clefs de voûte de sa théorie de l'origine arachnidienne des Vertébrés; si les autres observations qu'il apporte à l'appui de sa thèse sont de même valeur, nous devons nous attendre à voir bientôt la théorie arachnidienne rejoindre dans l'oubli celle des rétinophores.

Avant de terminer le chapitre consacré au développement du cerveau, je dois encore dire un mot d'une théorie de M. Patten. Ce savant prétend que les lobes protocérébraux et le ganglion optique représentent trois neuromères (*On the origin of Vertebrates from Arachnids. Quarterly Journal of microsc. science*, vol. XXXI, part. III). Si l'on doit appeler neuromère toute paire de renflements des bourrelets primitifs, même s'ils ne se réunissent pas sur la ligne médiane, je souscris à cette proposition, sinon je la crois inacceptable, car jamais on n'a décelé de connexion directe entre les deux masses médullaires externes. Il s'agit d'ailleurs là d'une proposition de morphologie transcendante dans la discussion de laquelle je ne veux pas entrer.

(1) Saint-Rémy, *Contributions à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates* (*Arch. zool. exp.*, 2e série, t. V *bis*).

sur le même plan, et l'on y retrouve toutes les dispositions principales que nous avons décrites chez ces derniers (1).

Le système nerveux viscéral de ces mêmes animaux présente une condition intéressante à noter ; il conserve chez l'adulte les mêmes dispositions qu'il offre chez les Insectes durant la vie embryonnaire.

C'est encore aux recherches de M. Saint-Rémy que nous devons de connaître la structure cérébrale du Péripate. Le travail de ce savant montre avec évidence que le cerveau de cet animal est rigoureusement comparable à celui des Insectes et des Myriapodes.

En résumé, au point de vué de l'organisation cérébrale, les Insectes, les Myriapodes et les Onychophores me semblent constituer un groupe homogène.

ORGANISATION DU CERVEAU DES CRUSTACÉS.

Je prendrai pour type de ma description le cerveau des Crustacés décapodes, et chemin faisant j'indiquerai les modifications que celui-ci présente dans les différents groupes.

Le système nerveux des Crustacés peut comme celui des Insectes, des Myriapodes et des Onychophores, se diviser en trois grandes régions : protocérébron, deutocérébron et tritocérébron.

Le protocérébron des Crustacés (Pl. 12, fig. 21) est en tous points rigoureusement comparable à celui des Insectes. Nous y trouvons, comme chez ces derniers, un ganglion optique, formé d'une lame ganglionnaire (*lg*) et de deux masses médullaires (*mi* et *me*) unies les unes aux autres par des fibres chiasmatiques (*chi* et *che*), toutes ces parties présentant d'ailleurs la même structure que chez les Insectes.

(1) Les lobes protocérébraux des Myriapodes donnent naissance à une paire de nerfs destinés à des organes sensoriels spéciaux connus sous le nom d'organes de Tomosvary. Je suis porté à considérer ceux-ci comme homologues des ocelles frontaux bien que remplissant des fonctions différentes.

Les lobes cérébraux (*lpc*) intimement soudés sur la ligne médiane renferment, chez le Crustacé comme chez l'Insecte, les deux corps pédonculés (*cp*) (1), le corps central (*cc*) (2) et le pont des lobes (*plp*) protocérébraux. Ajoutons que toutes ces parties ont rigoureusement les mêmes connexions fibreuses que chez les Insectes. La seule différence qui existe entre les lobes cérébraux des Insectes et ceux des Crustacés paraît liée à l'état pédonculé de l'œil de ces derniers.

Chez les Crustacés podophthalmaires en effet, chaque lobe cérébral se divise par un étranglement en une partie externe (3) qui reste logée dans le pédoncule oculifère en connexion avec le ganglion, et une interne qui demeure unie sur la ligne médiane avec sa congénère pour renfermer le corps central. Le pédicule qui réunit la partie interne à la partie externe est étiré en un long tractus fibreux, connu des anatomistes sous le nom de *nerf optique*.

Le corps pédonculé qui reste inclus dans la portion externe du lobe protocérébral présente même aspect, même structure, mêmes connexions fibreuses que chez les Insectes; mais il est probable qu'ici les facultés psychiques ne sont point localisées dans cet organe qui m'a paru remplir seulement le rôle d'un centre visuel (4).

Chez les Crustacés édriophthalmes (*Sphæroma*), les lobes cérébraux ne se dissociant pas en deux parties présentent les mêmes conditions que chez les Insectes.

En résumé, le protocérébron (5) des Crustacés est rigoureu-

(1) Bellonci et moi avons d'une manière indépendante et presque simultanément découvert les corps pédonculés des Crustacés, lui chez la Squille et moi chez la Langouste.

(2) Avant mes recherches, on ignorait l'existence d'un corps central chez les Crustacés, bien qu'il se présente chez ces animaux sous le même aspect que chez les Insectes.

(3) Dans mon mémoire sur le ganglion optique de la Langouste je la désignais sous le nom de *masse médullaire terminale* du ganglion optique.

(4) L'étude de la structure cérébrale des Décapodes aveugles des grandes profondeurs éclairerait certainement cette intéressante question.

(5) Les lobes protocérébraux des Crustacés décapodes donnent naissance

sement construit sur le même plan que celui des Insectes et des Myriapodes.

Le *deutocérébron* des Crustacés est rigoureusement semblable à celui de ces mêmes animaux ; nous y trouvons même structure des lobes olfactifs (*lo*) et mêmes connexions de ceux-ci avec les corps pédonculés et le ganglion optique par l'intermédiaire du chiasma optico-olfactif.

Chez les Crustacés le deutocérébron donne naissance au nerf de l'antennule (*na*), dont l'origine est la même que celle du nerf antennaire des Insectes ; il fournit encore comme chez ces derniers une racine (*rvd*) au système nerveux viscéral (1).

Le *tritocérébron* offre chez les Crustacés supérieurs des conditions particulières liées à l'existence d'une seconde paire d'antennes et qui demandent à être examinées soigneusement. Il se compose d'une paire de *ganglions œsophagiens* (*gœ*) rigoureusement comparables aux ganglions œsophagiens des Insectes, et en outre d'une paire de masses nerveuses intercalées entre ceux-ci et le deutocérébron et que nous désignerons sous le nom de *lobes antennaires* (la^2).

Les ganglions œsophagiens des Crustacés comme ceux des Insectes donnent naissance chacun à un nerf destiné au labre (*nl*) et à une double racine du système nerveux viscéral (*rvt*). Ils sont de même réunis l'un à l'autre par une commissure post-œsophagienne connue dans ces deux types sous le nom de commissure transverse de l'anneau œsophagien (*ctc*).

à une paire de petits nerfs souvent soudés en un tronc médian et qui se distribuent aux téguments frontaux (Pl. 12, fig. 21, *nf*). Je serais très porté à voir dans ces petits nerfs les homologues des nerfs ocellaires des Insectes.

(1) Chez la plupart des Insectes, mais non chez tous, le deutocérébron fournit une petite paire de nerfs tégumentaires. Chez les Crustacés celle-ci n'est pas représentée ou bien est confondue avec le nerf antennaire comme cela arrive d'ailleurs chez beaucoup d'Insectes. Il existe bien chez les Crustacés un nerf tégumentaire ayant une origine distincte, mais il naît du tritocérébron et non du deutocérébron comme je le croyais autrefois ; un examen plus attentif des faits me permet de rectifier cette erreur d'interprétation.

Chacun des lobes antennaires (*la*²) donne naissance par sa face ventrale au nerf de l'antenne externe (*na*²) ; par sa face dorsale au nerf tégumentaire (*nt*), et au nerf moteur du pédoncule oculifère (*nmo*). Les deux lobes antennaires sont soudés l'un à l'autre en avant de l'œsophage non par une véritable commissure, mais par une bande de substance ponctuée très étroite et difficile à distinguer.

Malgré l'existence de cette soudure je crois qu'il faut considérer l'ensemble formé par les deux lobes antennaires et les deux ganglions œsophagiens comme représentant un seul ganglion primitif et appartenant à un même zoonite. Cette manière de voir est basée sur l'étude des types inférieurs de la classe des Crustacés.

Examinons par exemple (Pl. 11, fig. 13) la partie antérieure du système nerveux de l'*Apus* décrite par Zaddach et récemment mieux étudiée par M. Pelseneer (1).

Nous y trouvons en avant de l'œsophage un protocérébron (*pc*) innervant les yeux et un deutocérébron (*dc*) mal individualisé innervant les antennes de la première paire (*a*¹). Les homologies de ces deux premiers segments cérébraux sont évidents, bien que leur structure intime semble, du moins d'après les recherches de M. Pelseneer, être très peu différenciée. Chaque connectif œsophagien présente sur son parcours un renflement ganglionnaire unique (*tc*) d'où partent simultanément le nerf de la 2me antenne (*a*²) et la racine du système nerveux viscéral (*nv*). Les deux renflements sont réunis l'un à l'autre par une commissure double post-œsophagienne; ils se présentent ainsi exactement sous le même aspect que les ganglions suivants de la chaîne ventrale. Nous pouvons donc dire que chez l'Apus les nerfs des 2me antennes et les racines du système viscéral naissent d'un seul et même ganglion, entièrement post-œsophagien et méritant le nom de *tritocérébron*.

Si nous élevant dans la série des Crustacés, nous étudions

(1) Paul Pelseneer, *Observations on the nervous system of Apus* (*Quarterly Journal of micr. science*, July 1884).

les Isopodes (*Sphæroma*), nous voyons chaque lobe tritocérébral se diviser en deux masses déjà assez écartées l'une de l'autre. L'antérieure donne naissance au nerf de la deuxième antenne et mérite le nom de lobe antennaire, la postérieure fournit la racine du système nerveux viscéral et doit être distinguée sous le nom de ganglion œsophagien. Malgré cette dissociation les deux lobes antennaires n'ont point entre eux de communication directe, mais sont reliés seulement par l'intermédiaire de la commissure *post-œsophagienne* (commissure tritocérébrale) qui s'étend entre les deux ganglions œsophagiens.

Un pas de plus et nous voici aux Décapodes; les deux lobes antennaires se portent encore plus en avant, s'accolent au deutocérébron et s'étant approchés de la ligne médiane s'unissent par une mince soudure.

Les faits que je viens d'exposer montrent bien que le tritocérébron est constitué chez les Crustacés comme chez les Insectes et que dans l'un et l'autre de ces types il représente un ganglion primitif à commissure post-œsophagienne. Mais tandis que chez les premiers qui possèdent une deuxième paire d'antennes, ce centre se dédouble en lobes antennaires et ganglions œsophagiens, chez les seconds qui sont dépourvus d'une deuxième paire d'antennes, il est réduit aux ganglions œsophagiens.

Le *système nerveux viscéral des Crustacés* (Pl. 12, fig. 21) diffère de celui des Insectes en ce que les ganglions impairs et les ganglions latéraux au lieu d'être distincts et séparés tous sont concentrés en une masse médiane (*gst*) plus ou moins bien limitée, appliquée contre la face dorsale de l'estomac et connue sous le nom de *ganglion stomatogastrique.* Cette masse s'unit au cerveau par des racines rigoureusement homologues à celles qu'on observe chez les Insectes. Comme le ganglion frontal, le ganglion stomatogastrique des Crustacés s'unit aux ganglions œsophagiens par une paire de racines (*rvt*) ordinairement dédoublées et confondant leur origine avec celle des nerfs du labre (*nl*); comme

les ganglions latéraux des Insectes il se relie au deutocérébron. Mais chez les Crustacés la racine deutocérébrale (*rvd*) est médiane au lieu d'être paire comme chez les Insectes; cette différence est évidemment sans importance.

En résumé les Crustacés, les Insectes, les Myriapodes et le Péripate constituent au point de vue de l'organisation du cerveau un groupe des plus homogènes. Chez tous ces êtres le cerveau présente les mêmes dispositions essentielles et se montre formé :

1° D'un 1er segment pré-œsophagien (protocérébron) innervant les yeux, c'est le siège des centres visuels et des centres psychiques;

2° D'un 2me segment pré-œsophagien (deutocérébron), qui innerve les antennes de la première paire, et fournit une racine au système nerveux viscéral; c'est le siège des centres olfactifs;

3° D'un 3me segment de nature post-œsophagienne (tritocérébron). Chez les Crustacés il se divise en deux parties : le lobe antennaire (siège des centres tactiles) innervant les antennes de la deuxième paire; et le ganglion œsophagien (siège des centres gustatifs) innervant le labre et fournissant une racine au système viscéral. Chez les Insectes, les Myriapodes et le Péripate, la deuxième antenne faisant défaut, le tritocérébron est réduit au ganglion œsophagien.

Les homologies des appendices se déduisent nécessairement des homologies des centres qui les innervent et peuvent se formuler ainsi :

Le 1er zoonite chez les Crustacés, les Myriapodes et les Insectes, porte les organes visuels.

Le 2me zoonite chez tous ces animaux porte les antennes de la première paire ou antennes olfactives.

Le 3me zoonite chez les Crustacés porte les antennes de la deuxième paire et le labre; chez les Insectes et les Myriapodes, ce zoonite porte le labre seulement, la deuxième paire d'antennes faisant défaut.

Le 4me zoonite chez les Crustacés, les Insectes et les Myriapodes porte les mandibules.

ORGANISATION DU CERVEAU DES LIMULES ET DES ARACHNIDES.

Au point de vue de la structure cérébrale les Limules et les Arachnides constituent un groupe des plus homogènes, mais s'éloignent beaucoup de tous les autres Arthropodes (1).

Chez ces deux types en effet le cerveau se compose seulement de deux segments, protocérébron et deutocérébron, l'un et l'autre pré-œsophagiens dans toutes leurs parties.

Le protocérébron qui innerve les yeux est rigoureusement assimilable à celui des Crustacés, des Myriapodes et des Insectes; il est toutefois à remarquer que chez la Limule le corps pédonculé atteint des proportions vraiment colossales. Ce même organe bien que modifié est de même reconnaissable chez les Arachnides, où il a été décrit par M. Saint-Rémy sous le nom d'*organe stratifié*.

Chez les Crustacés, les Myriapodes et les Insectes, le deutocérébron est entièrement pré-œsophagien; il fournit une racine au système viscéral et innerve la première paire d'appendices céphaliques; il en est rigoureusement de même chez la Limule et les Arachnides, mais ici les appendices innervés s'appellent chélicères au lieu de s'appeler antennes de la première paire.

Les antennes de la première paire sont avant tout des organes d'olfaction, par contre les chélicères sont seulement des appendices tactiles analogues physiologiquement aux deuxièmes antennes des Crustacés; aussi chez la Limule et les Arachnides le deutocérébron ne se différencie-t-il pas en lobes olfactifs (2).

(1) Je ne puis m'occuper aujourd'hui des Pycgnogonides, ni des Tardigrades, n'ayant sur la structure du cerveau de ces animaux aucun renseignement.

(2) Ces considérations d'ordre physiologique ont conduit M. Saint-Rémy à penser que le deutocérébron n'était point développé chez les Arachnides, et que le 2me segment cérébral de ces animaux était le représentant du

Un tritocérébron comparable à celui des Crustacés et des Insectes fait défaut chez les Arachnides et les Limules ; chez ces animaux, en effet, la première masse ganglionnaire qui suit le deutocérébron est exclusivement affectée à l'innervation de la mandibule (1[re] patte-mâchoire chez la Limule).

Le système nerveux viscéral des Arachnides et des Limules est représenté seulement par des ganglions homologues aux ganglions latéraux des Insectes et tirant de même leurs racines du deutocérébron ; mais les ganglions impairs font défaut, leur absence étant corrélative à celle du tritocérébron.

Les homologies du système nerveux entraînent nécessairement celles du squelette céphalique. Les chélicères sont évidemment les homologues des antennules des Crustacés et des antennes des Insectes.

Le rostre des Arachnides étant innervé par le deutocérébron ne peut être complètement homologué au labre des Insectes et des Crustacés dont l'innervation est tritocérébrale ; le rostre et le labre sont deux formations analogues, mais développées sur des zoonites différents.

Le tableau suivant fait mieux comprendre que toute description les différences et les ressemblances que les principaux groupes d'Arthropodes présentent dans l'organisation de leur cerveau (1) :

tritocérébron des Crustacés ; mais au point de vue strictement morphologique cette opinion ne saurait être admise, le 2[me] segment cérébral des Arachnides ayant sa commissure pré-œsophagienne ne peut être assimilé au tritocérébron dont la commissure est toujours post-œsophagienne.

(1) Les principaux résultats de ce travail ont été communiqués à la Société de biologie.

	CRUSTACÉS.	INSECTES et MYRIAPODES.	ARACHNIDES et LIMULE.		
1er ZOONITE. — PROTOCÉRÉBRON	Centre optique et psychique innervant les yeux.	Centre optique et psychique innervant les yeux.	Centre optique et psychique innervant les yeux.	Centres pourvus de commissures pré-œsophagiennes.	Cerveau.
2me ZOONITE. — DEUTOCÉRÉBRON.	Centre olfactif. — Innervant les antennes de la 1re paire. — Fournissant une racine au système nerveux viscéral.	Centre olfactif. — Innervant les antennes. — Fournissant une racine au système nerveux viscéral.	Centre tactile. — Innervant les chélicères et le rostre. — Fournissant une racine au système nerveux viscéral.		
3me ZOONITE. — TRITOCÉRÉBRON.	LOBE ANTENNAIRE — Centre tactile. Innervant les 2mes antennes.	*Manque.*	*Manque.*	Centres pourvus de commissures post-œsophagiennes.	
	GANGLION ŒSOPHAGIEN. — Centre gustatif. Innervant le labre. — Fournissant une racine au système nerveux viscéral.	GANGLION ŒSOPHAGIEN. — Centre gustatif. Innervant le labre. — Fournissant une racine au système nerveux viscéral.	*Manque.*		
4me ZOONITE. — 1er GANGLION SOUS-ŒSOPHAGIEN.	Innervant les mandibules.	Innervant les mandibules.	Innervant les mandibules ou pattes-mâchoires de la 1re paire.		

Il résulte de cet examen comparatif que les Arachnides et les Limules (1) doivent être réunis en un groupe unique et opposé à tous les autres Arthropodes. On pourrait les désigner sous le nom commun de *Chélicérés*, car l'état particulier de leur système nerveux est lié à l'absence d'antennes olfactives et au remplacement de celles-ci par des chélicères (2).

Les Crustacés, les Myriapodes, les Insectes, le Péripate, offrent entre eux des ressemblances considérables. On pourrait les réunir tous sous le nom d'*Antennés* pour indiquer que c'est à l'existence d'antennes olfactives qu'ils doivent les traits distinctifs de leur organisation cérébrale.

Les *Antennés* pourraient à leur tour être divisés en deux groupes secondaires :

Le premier comprenant seulement les Crustacés et caractérisé par un développement complet du tritocérébron corrélatif à l'existence d'une deuxième paire d'antennes;

Le deuxième réunissant les Myriapodes, les Insectes, le Péripate, qui tous sont caractérisés par une réduction du tritocérébron corrélative à l'absence d'une deuxième paire d'antennes.

Le tableau suivant fera bien comprendre ce nouveau groupement qui me semble mieux qu'aucun autre exprimer les affinités des principaux groupes d'Arthropodes (3) :

(1) La réunion des Arachnides et des Limules en un groupe commun s'impose aujourd'hui; je suis persuadé que personne n'a pu lire le travail de M. Ray Lankester sans en demeurer convaincu (*Limulus and Arachnid. — Quarterly Journ. of micr. sc.*, octobre 1881).

(2) Un autre caractère extrêmement important, qu'on pourrait invoquer pour justifier cette division des Arthropodes en deux groupes primordiaux, est la présence d'un véritable squelette mésodermique chez les Limules et les Arachnides.

(3) La division des Arthropodes en Trachéates et Branchiates ne saurait être conservée puisqu'elle éloigne les Arachnides des Limules qui sont leurs alliées les plus proches, pour les rapprocher des Insectes et des Myriapodes dont elles diffèrent à tant d'égards. Aujourd'hui que la classification est avant tout morphologique, les caractères tirés des organes respiratoires ne sauraient avoir qu'une importance secondaire, du moins chez les Arthropodes. Ces organes en effet dans un grand nombre de formes ne sont pas différenciés, et dans les groupes où ils existent ne présentent aucune constance dans leur organisation, qui souvent varie d'un genre à l'autre. Le système

ARTHROPODES.......	*Antennés*.........	*Biantennés*........	MYRIAPODES.
			PÉRIPATE.
			INSECTES.
		Quadriantennés...	CRUSTACÉS.
	Chélicérés		LIMULE.
			ARACHNIDES.

Les résultats que je viens de faire connaître sont le fruit de dix années d'un travail assidu ; beaucoup diront : L'étape est courte, c'est aussi mon avis. Pourtant je ne regrette pas la route suivie, puisqu'elle m'a permis de passer tant d'heures loin des réalités et d'éclairer un peu quelques points obscurs de la science.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHES X et XI

LETTRES COMMUNES AUX FIGURES 1, 2, 3, 4, 5.

cd, commissure deutocérébrale.
che, chiasma externe.
chi, chiasma interne.
cp, corps pédonculé.
cpc, commissure protocérébrale.
go, ganglion optique.
goc, ganglion ocellaire.
gv, ganglion viscéral.
lc, lobe protocérébral.
ld, lobe deutocérébral.
lg, lame ganglionnaire.
me, masse médullaire externe.
mi, masse médullaire interne.
nch, nerf du chélicère.
nf, nerf de la fossette sensitive.

nerveux au contraire est de tous les systèmes organiques le plus hautement différencié et celui qui varie le moins d'un groupe à l'autre, c'est pourquoi je tiens pour primordiaux les caractères qu'il fournit.

no, nerf optique.
noc, nerf ocellaire.
nt, 1er nerf tégumentaire.
ntr, nerf tégumentaire récurrent.
tc, tubercule cérébral.
rv, racine du système nerveux viscéral.

Fig. 1. — Diagramme du cerveau de la Limule. — *no*, nerf optique; *lg*, lame ganglionnaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *chi*, chiasma interne; *mi*, masse médullaire interne; *lc*, lobe protocérébral; *goc*, ganglions ocellaires; *noc*, nerf ocellaire; *nf*, nerf de la fossette sensorielle; *cp*, corps pédonculé; *tc*, tubercule cérébral; *cpc*, commissure protocérébrale; *ntr*, nerf tégumentaire récurrent; *xx*, ligne de séparation du protocérébron et du deutocérébron; *ld*, lobe deutocérébral; *cd*, commissure deutocérébrale; *nch*, nerf du chélicère; *rv*, racine du système nerveux viscéral; *gv*, ganglion viscéral; *œ*, œsophage.

Fig. 2. — Diagramme simplifié de l'anneau nerveux ou masse céphalothoracique de la Limule. — *c*, cerveau; *no*, nerf optique; *nf*, nerf de la fossette; *noc*, nerf ocellaire; *cp*, corps pédonculé; *cpc*, commissure protocérébrale; *tc*, tubercule cérébral; *ntr*, nerf tégumentaire récurrent; *nch*, nerf du chélicère; *cd*, commissure deutocérébrale; *rv*, racine du système nerveux viscéral; *œ*, œsophage; *p*, 1, 2, 3, 4, 5, nerf des pattes-mâchoires; *nob*, nerf de l'opercule branchial; *con*, connectifs; *cp*, 1, 2, 3, 4, 5, 6, commissures post-œsophagiennes.

Fig. 3, 4, 5. — Modèle en relief du cerveau de la Limule exécuté en cire à un grossissement de 30 diamètres et réduit de moitié par le dessin. — Fig. 3, vu par la face dorsale. — Fig. 4, par la face ventrale. — Fig. 5, vu sectionné suivant le plan médian; *cpc*, commissure protocérébrale sectionnée; *cdc*, commissure deutocérébrale sectionnée; *x*, section du point de soudure des deux ganglions ocellaires.

LETTRES COMMUNES AUX FIGURES 6-11.

I, 1er renflement du bourrelet primitif.
II, 2me — — —
III, 3me — — —
bi, bourrelet intra-ganglionnaire.
bpl, bourrelet péri-laminaire.
cc, corps central.
che, chiasma externe.
chi, chiasma interne.
cg, cellules gangliogènes.
cgl, cellules ganglionnaires.
cc, ectoderme.
fpr, fibres post-rétiniennes.
lg, lame ganglionnaire.
lpc, lobe protocérébral.
me, masse médullaire externe.
mi, masse médullaire interne.
o, œil composé.
po, plaque optique.
to, tractus optique.

Fig. 6, 7, 8, 9, 10, 11. — Stades II, III, IV, V, VI, VII, du développement embryonnaire du ganglion optique de la Mante.

Fig. 12. — Substance ponctuée observée en coupe dans le lobe protocérébral de la Langouste, non loin du corps central; object. Leitz. 1/12, oc.2; *nn*, noyaux de la névroglie.

Fig. 13. — Portion antérieure du système nerveux central de l'Apus d'après Pelseneer. — *no*, nerf optique; *no'*, nerf de l'œil larvaire; *pc*, protocérébron; *dc*, deutocérébron; *a1*, nerf de la 1re antenne; *a2*, nerf de la 2me antenne; *nv*, nerf viscéral; *tc*, tritocérébron; *md*, ganglion mandibulaire; *œ*, œsophage.

Fig. 14. — Diagramme des bourrelets primitifs d'un embryon de Mante. — I, II, III, 1er, 2me et 3me renflements du bourrelet primitif; *œ*, œsophage.

Fig. 15. — Diagramme des bourrelets primitifs d'un embryon de Mante plus avancé. — I, II, III, 1er, 2me, 3me renflements; *mi*, masse médullaire interne; *lpc*, lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *œ*, œsophage, la substance blanche ou centrale est figurée en teinte plus foncée.

Fig. 16. — Diagramme du système nerveux d'un embryon de Mante encore plus avancé, les parties cellulaires sont figurées en gris clair, la substance blanche ou centrale en teinte foncée. — I, II, III, IV, V, 1er, 2me, 3me, 4me, 5me renflements des bourrelets primitifs; *lg*, lame ganglionnaire; *me*, masse médullaire externe; *mi*, masse médullaire interne; *lpc*, lobe protocérébral; *ldc*, lobe deutocérébral; *ltc*, lobe tritocérébral; *gso*, ganglion sous-œsophagien; *gf*, ganglion frontal; *v2*, 2me ganglion viscéral impair; *ct*, commissure tritocérébrale.

Fig. 17. — Coupe horizontale (latérale) du cerveau de la Limule passant par le ganglion optique et le ganglion ocellaire. — *noc*, nerf ocellaire; *goc*, ganglion ocellaire; *no*, nerf optique; *lg*, lame ganglionnaire; *che*, chiasma externe; *me*, masse médullaire externe; *mi*, masse médullaire interne; *lpc*, lobe protocérébral; *cp*, corps pédonculé; *a*, soudure médiane des ganglions ocellaires.

Fig. 18. — Coupe horizontale (latérale) du cerveau de la Limule passant par la tige des corps pédonculés. — *cp*, corps pédonculé; *tc*, tubercule protocérébral; *lpc*, lobe protocérébral; *cpc*, commissure protocérébrale; *ldc*, lobe deuto cérébral.

Fig. 19. — Extrémité d'un rameau du corps pédonculé. — *ng*, noyaux ganglionnaires; *sp*, substance ponctuée.

LETTRES COMMUNES AUX FIGURES 20

cc, corps central.
cg, cellules ganglionnaires.
che, chiasma externe.
chi, chiasma interne.
cœ, commissure œsophagienne.
cp, corps pédonculé.
ctc, commissure tritocérébrale.
fpr, fibres post-rétiniennes.
goc, ganglion ocellaire.
gœ, ganglion œsophagien.
gst, ganglion stomatogastrique.
gv1, *gv2*, *gv3*, 1er, 2me, 3me ganglion viscéral impair.

gvl, ganglion viscéral latéral.
*la*2, lobe antennaire.
ld, lobe dorsal du deutocérébron.
lg, lame ganglionnaire.
lo, lobe olfactif.
lpc, lobe protocérébral.
me, masse médullaire externe.
mi, masse médullaire interne.
mt, masse médullaire terminale.
na, nerf de l'antenne olfactive ou 1re antenne
*na*2, nerf de la 2me antenne.
nf, nerf frontal.
nl, nerf du labre.
nmo, nerf oculo-moteur.
noc, nerf ocellaire.
nt, nerf tégumentaire.
œ, œsophage.
plp, pont des lobes protocérébraux.
rvd, racine viscérale provenant du deutocérébron.
rvt, racine viscérale provenant du tritocérébron.
tr, tritocérébron.
to, tractus optique.

Fig. 20. — Diagramme du cerveau et du système viscéral du Criquet.
Fig. 21. — Diagramme du cerveau et du système viscéral de la Langouste.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME

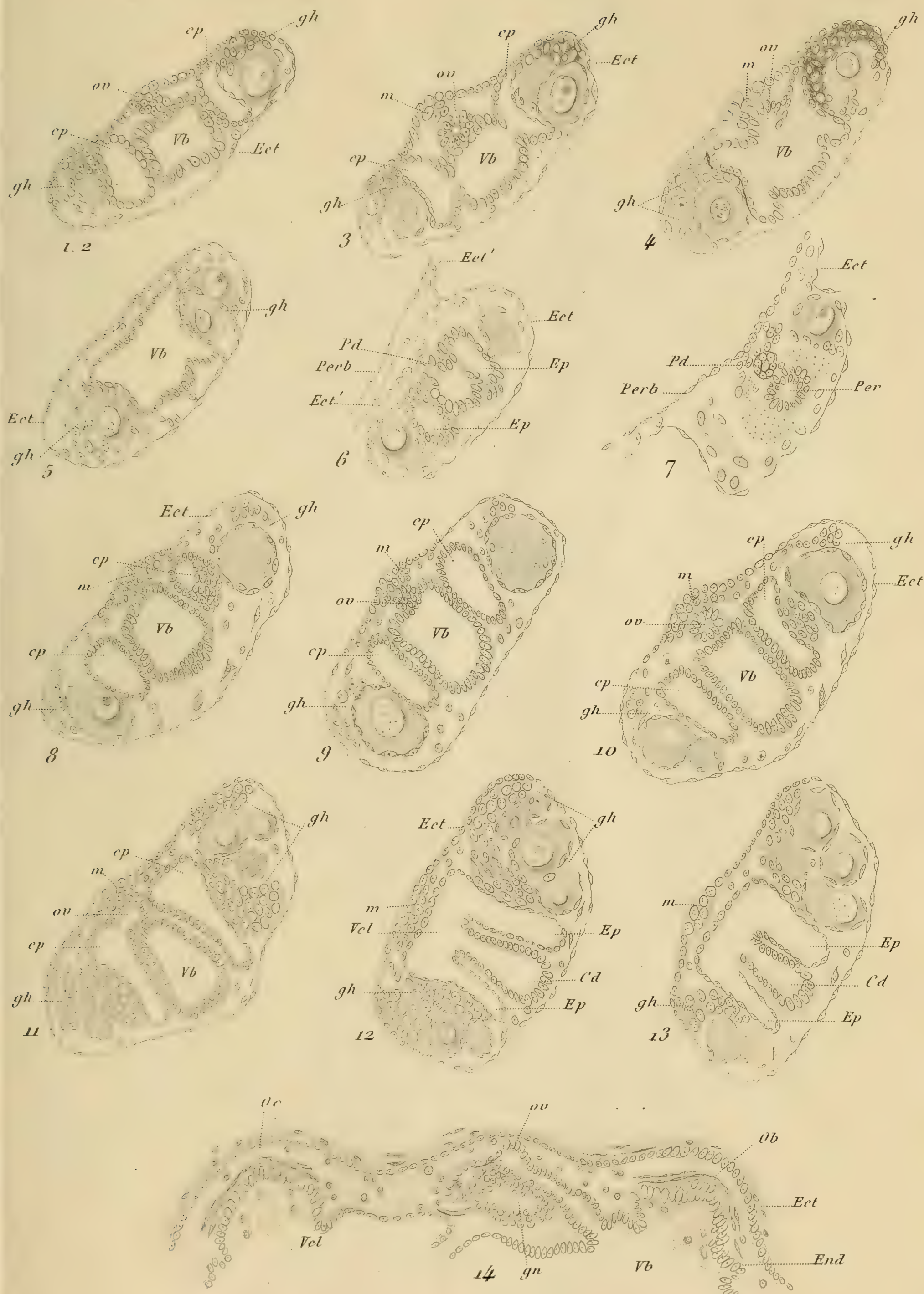
TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE CONTENUES DANS CE VOLUME

2405-92. — Corbeil. Imprimerie Crété.

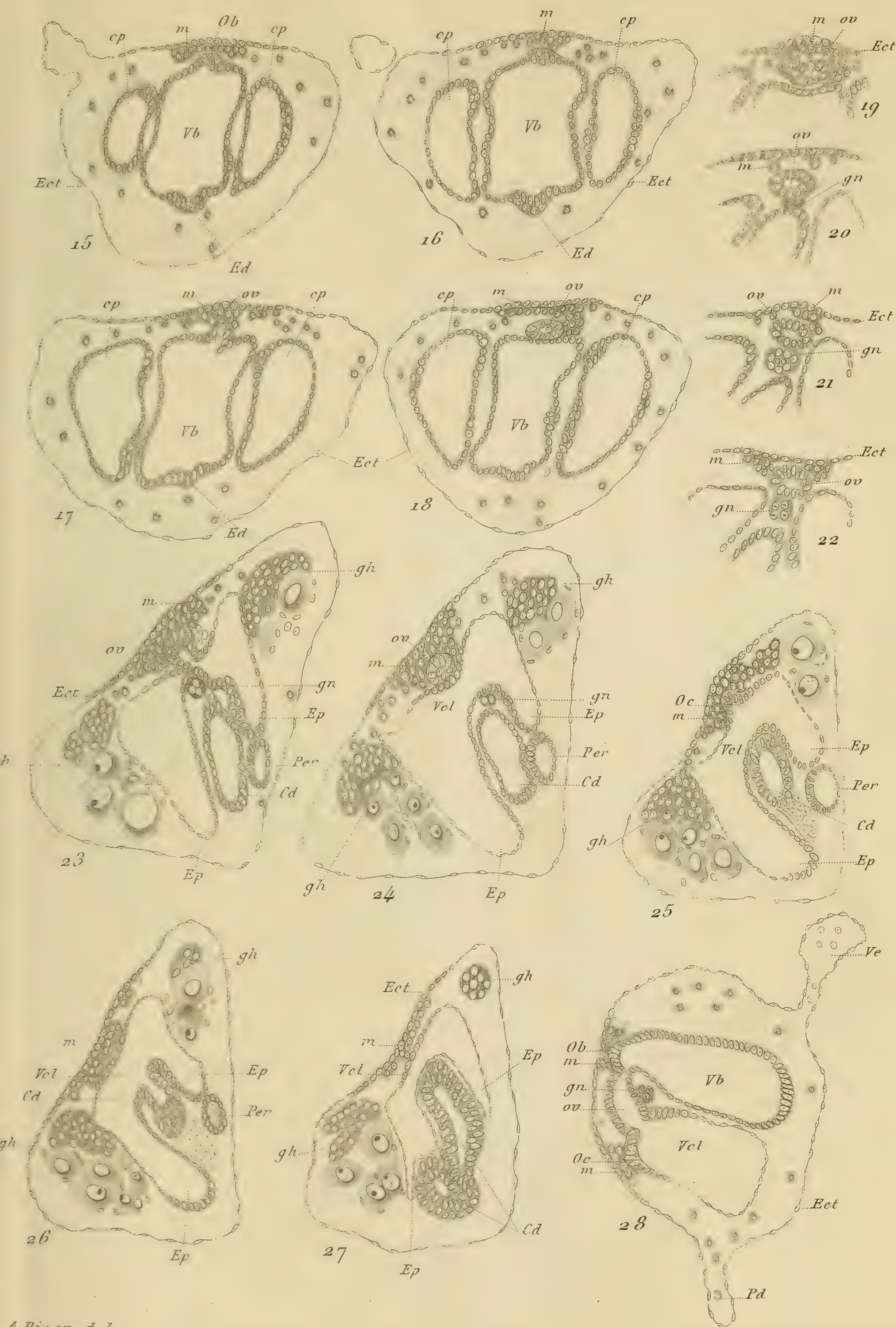


A. Pizon del. Himly sc.

Bourgeons de Botryllus violaceus

(2e stade, fig. 1-7 — 3e st. fig. 8-13)

Imp. Lemercier et Cie Paris.

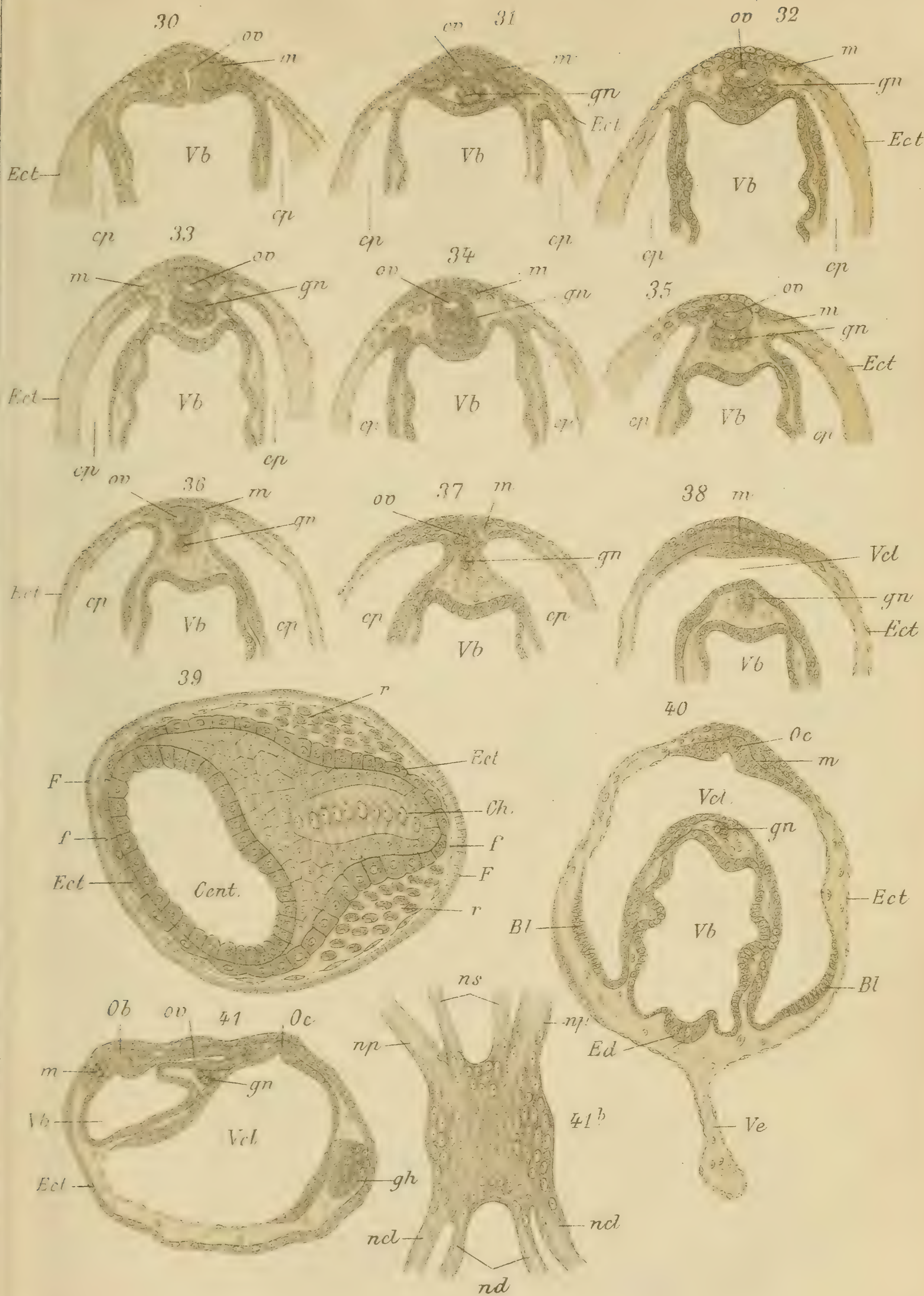


A. Pizon del. Himly sc.

Bourgeons de Botryllus violaceus (4e stade. fig. 15–27)

Bourgeons de Botrylloïdes rubrum (3e st. fig. 28)

Imp. Lemercier et Cie Paris.

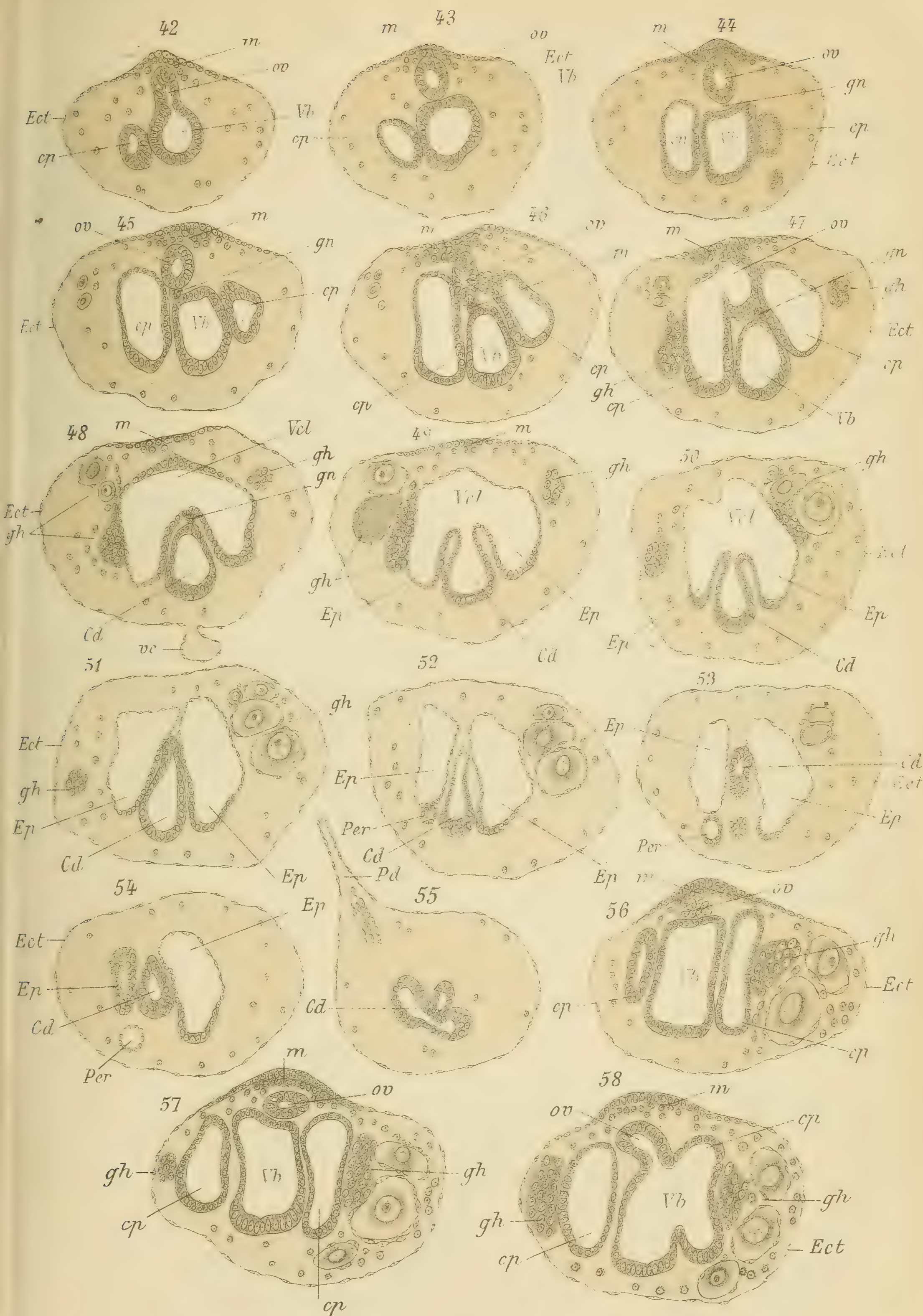


A. Pizon del.

Ch. Richard lith.

Bourgeon de Botryllus smaragdus, 5e Stade (30-41)
Larve de Botrylloïdes prostratum (39). _ Ganglion (41b).

Sté des Impries Lemercier, Paris.



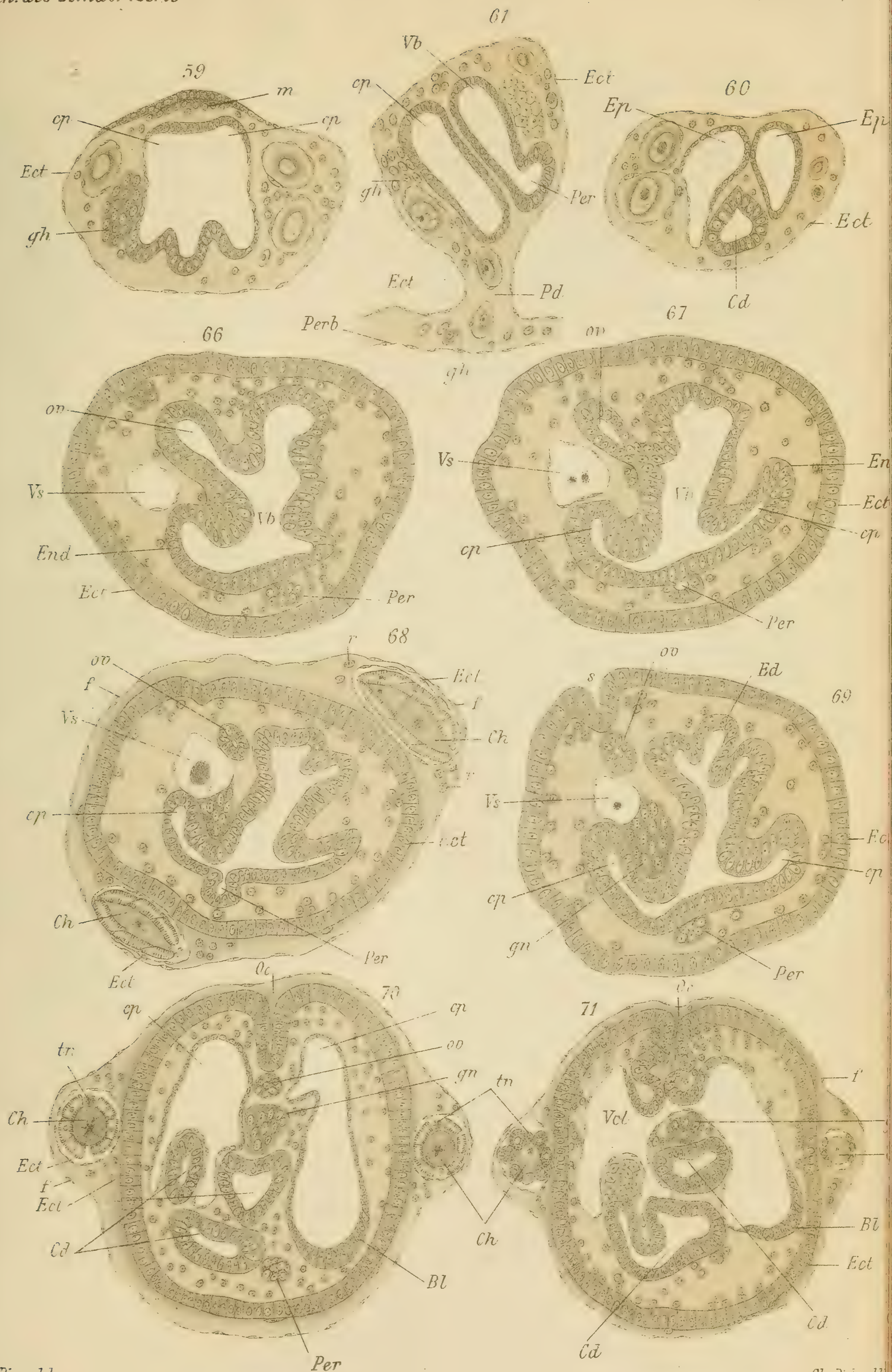
A. Pizon del.

Ch. Richard lith.

Bourgeons de Botrylloïdes rubrum

2e Stade (56-58), _3e Stade (42-55)

Ste des Impries Lemercier Paris



A. Pizon del.

Ch. Richard li

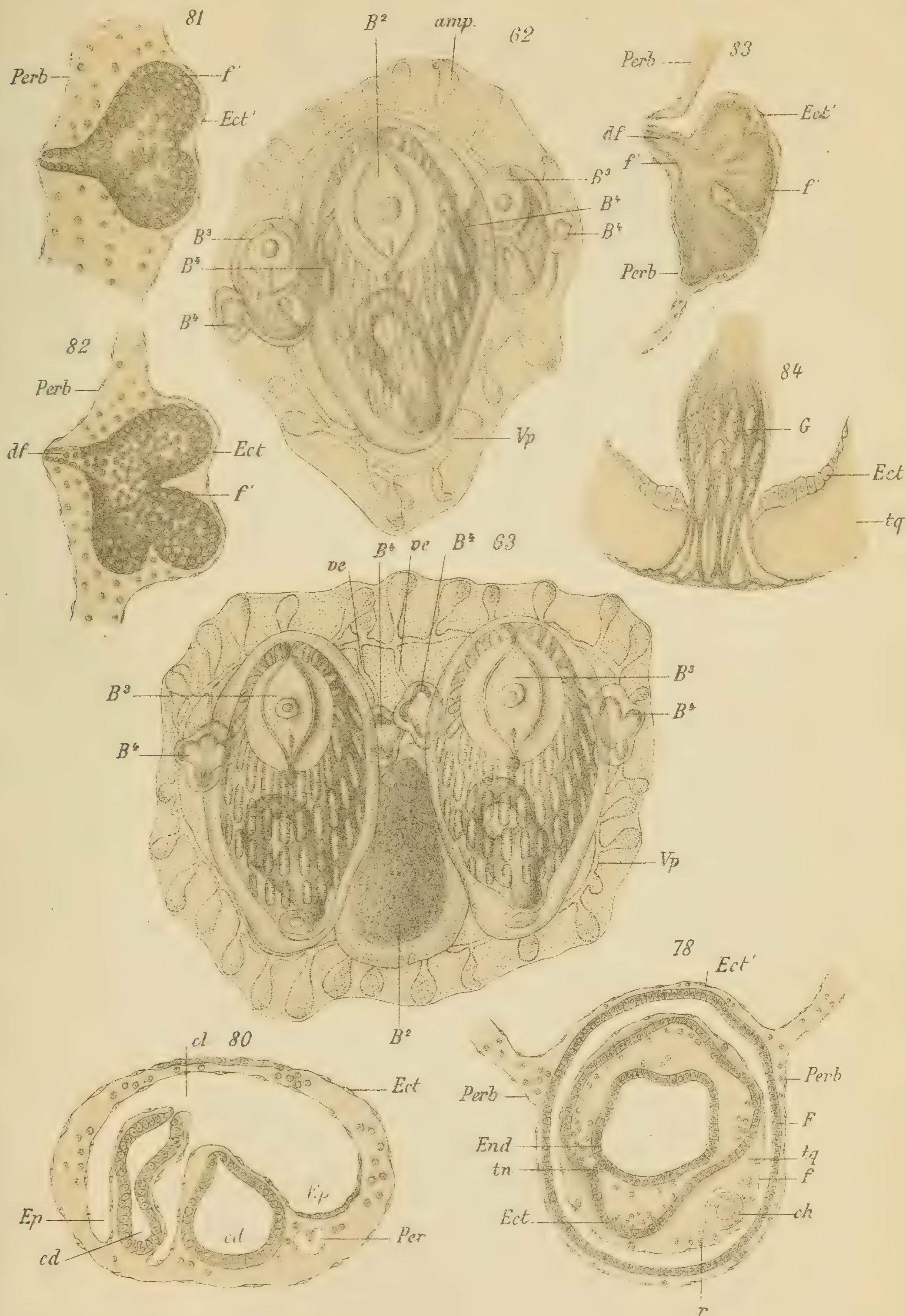
Bourgeon de Botrylloïdes rubrum, 2e Stade, suite (59-61)
Larve de Botryllus violaceus; 2e Stade (66-69); 4e Stade (70-71).



A. Pizon del. Ch. Richard lith.

Larve fixée de Botrylloïdes rubrum (72)
Larve de Botryllus violaceus, 3e Stade (73-77).

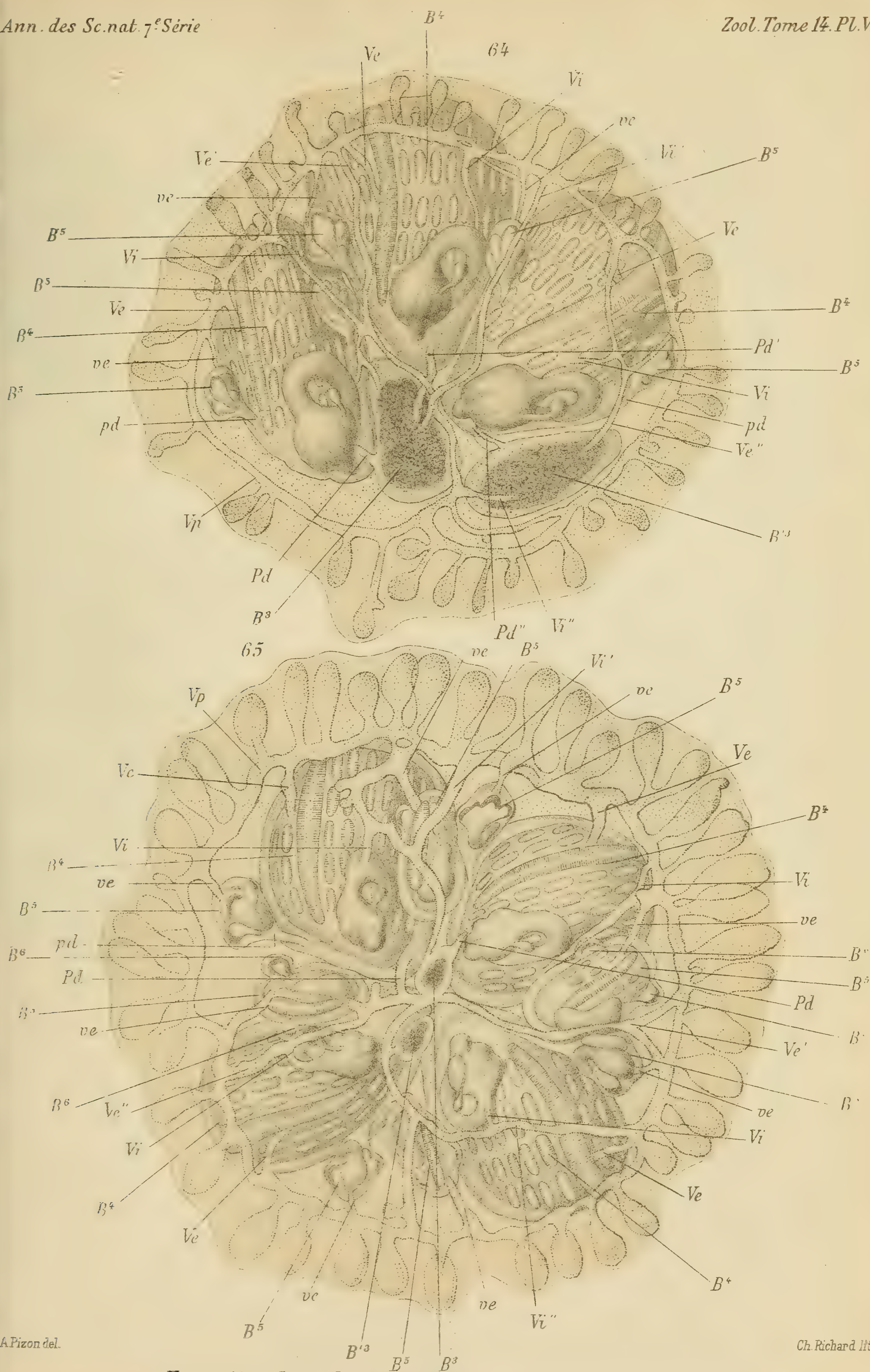
Sté des Impies Lemercier Paris



A. Pizon del. Ch. Richard lith.

Formation des colonies (62-63), _ Glande mâle (81-83)
Enveloppes larvaires (78); _ Botrylloïdes rubrum, 4e stade (80).

Ste des Impies Lemercier, Paris

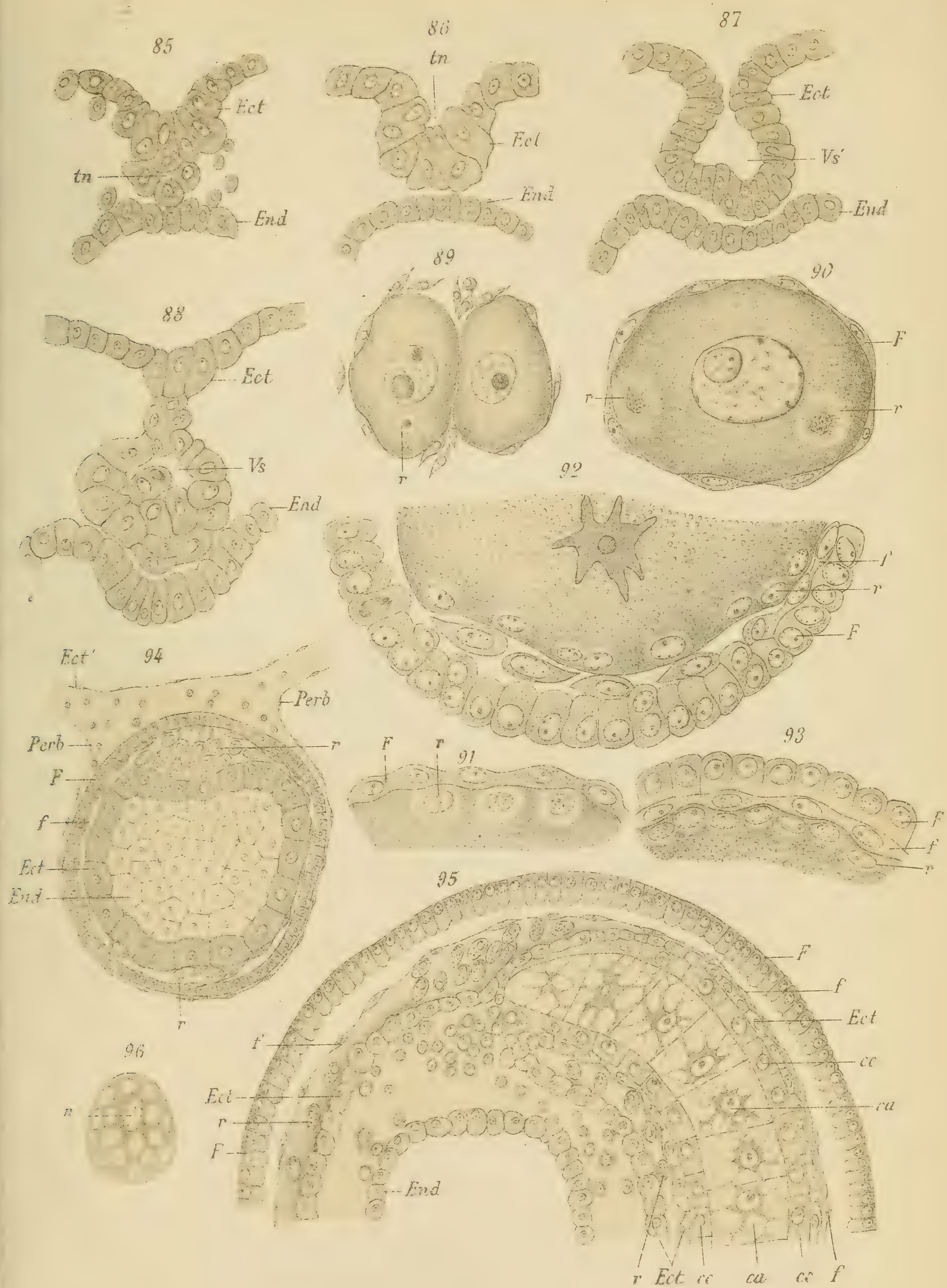


A. Pizon del.

Ch. Richard lith.

Formation des colonies et Système vasculaire colonial.

Ste des Impies Lemercier, Paris.



A. Pizon del.

Ch. Richard lith.

Développt du système nerveux (85-88)
Développt des membranes larvaires (89-96)

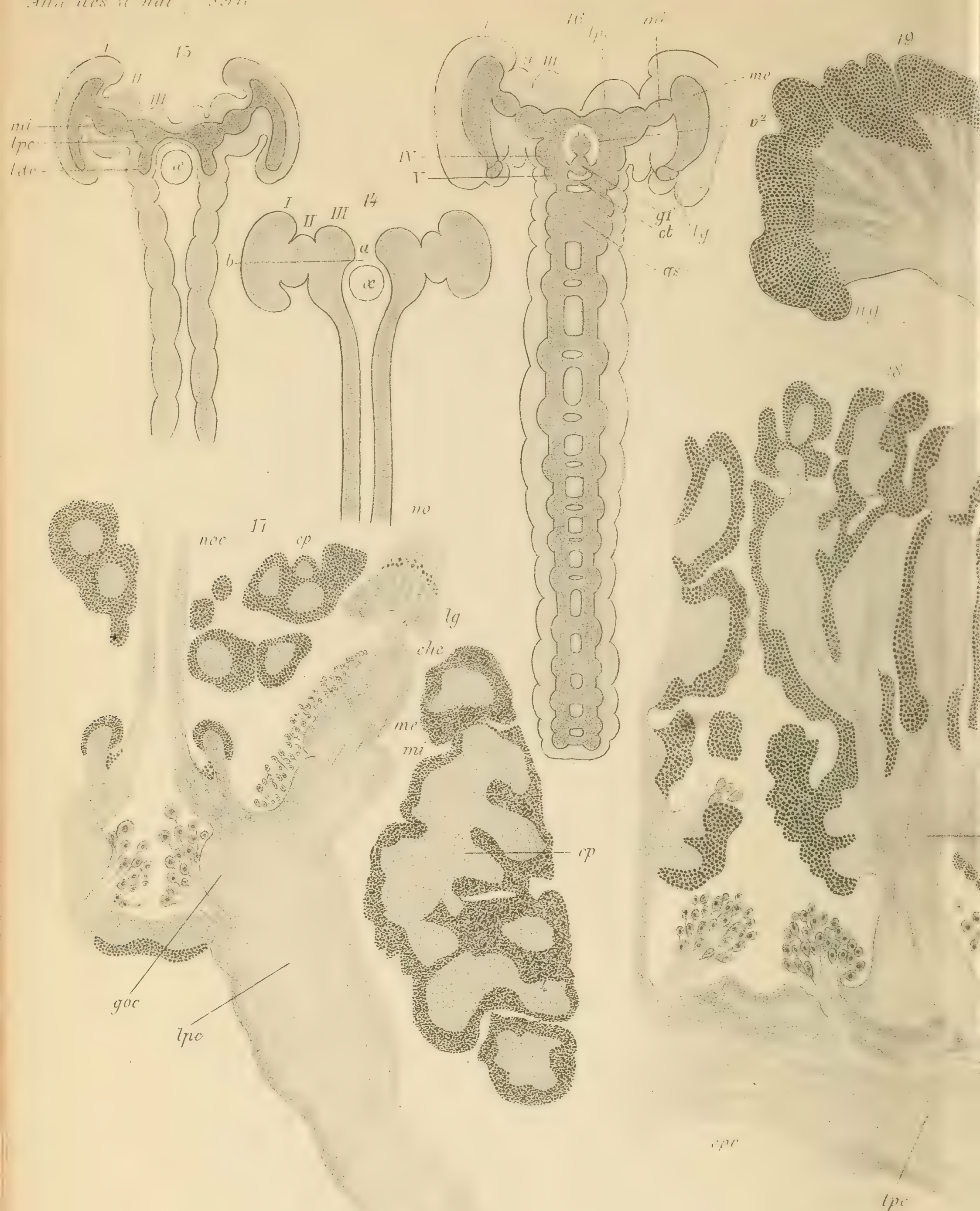
Ste des Impies Lemercier, Paris.

IV. Pl. 10

fpr

fpr

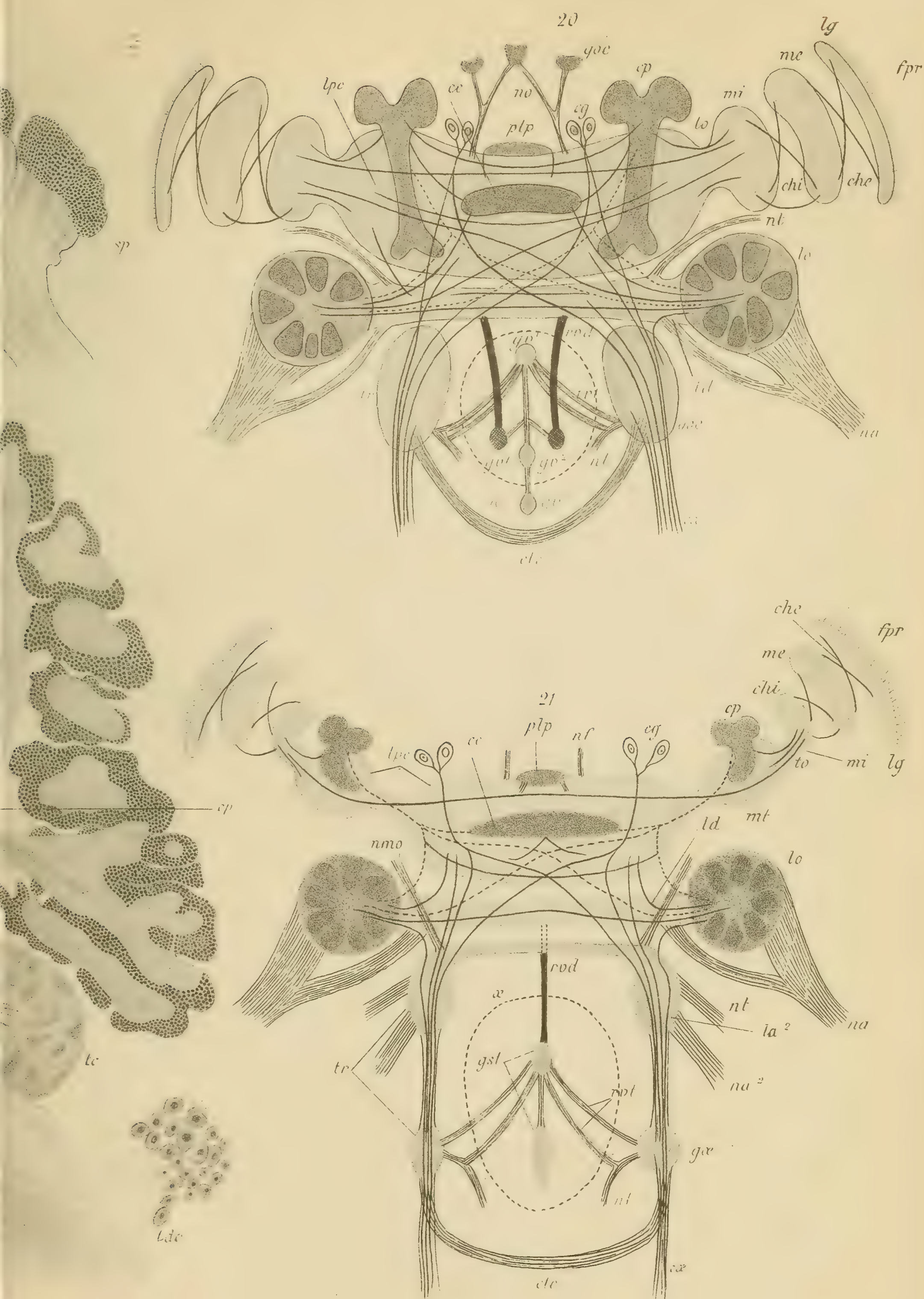
lg



H. Viallanes del.

Centres nerve[…]

Socté des b[…]



Nicolet lith.

des Arthropodes

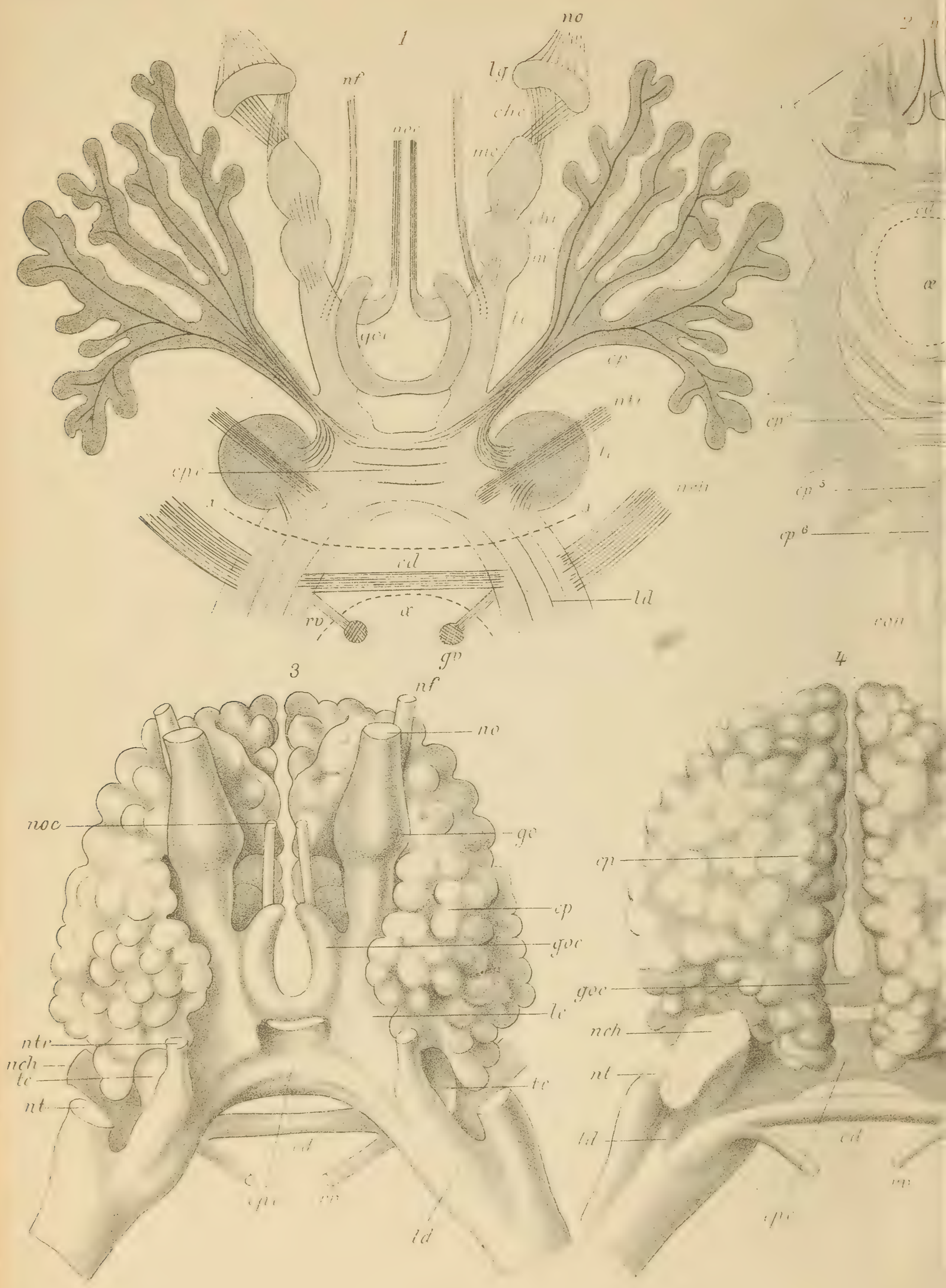
Lemercier Paris.



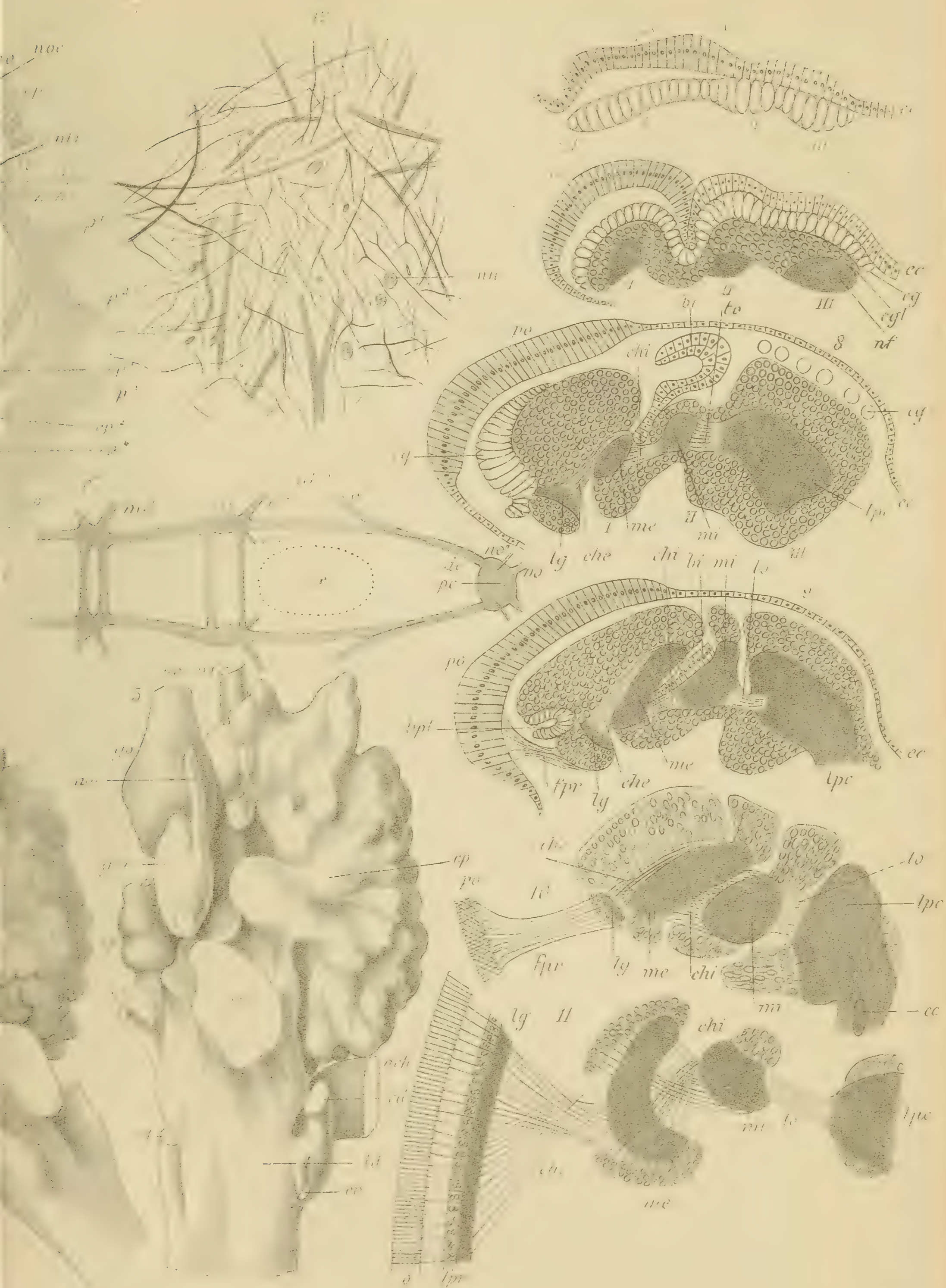
H. Viallanes del.

Centres nerveux des Arthropodes

Soc.té des Imp.ies Lemercier Paris.

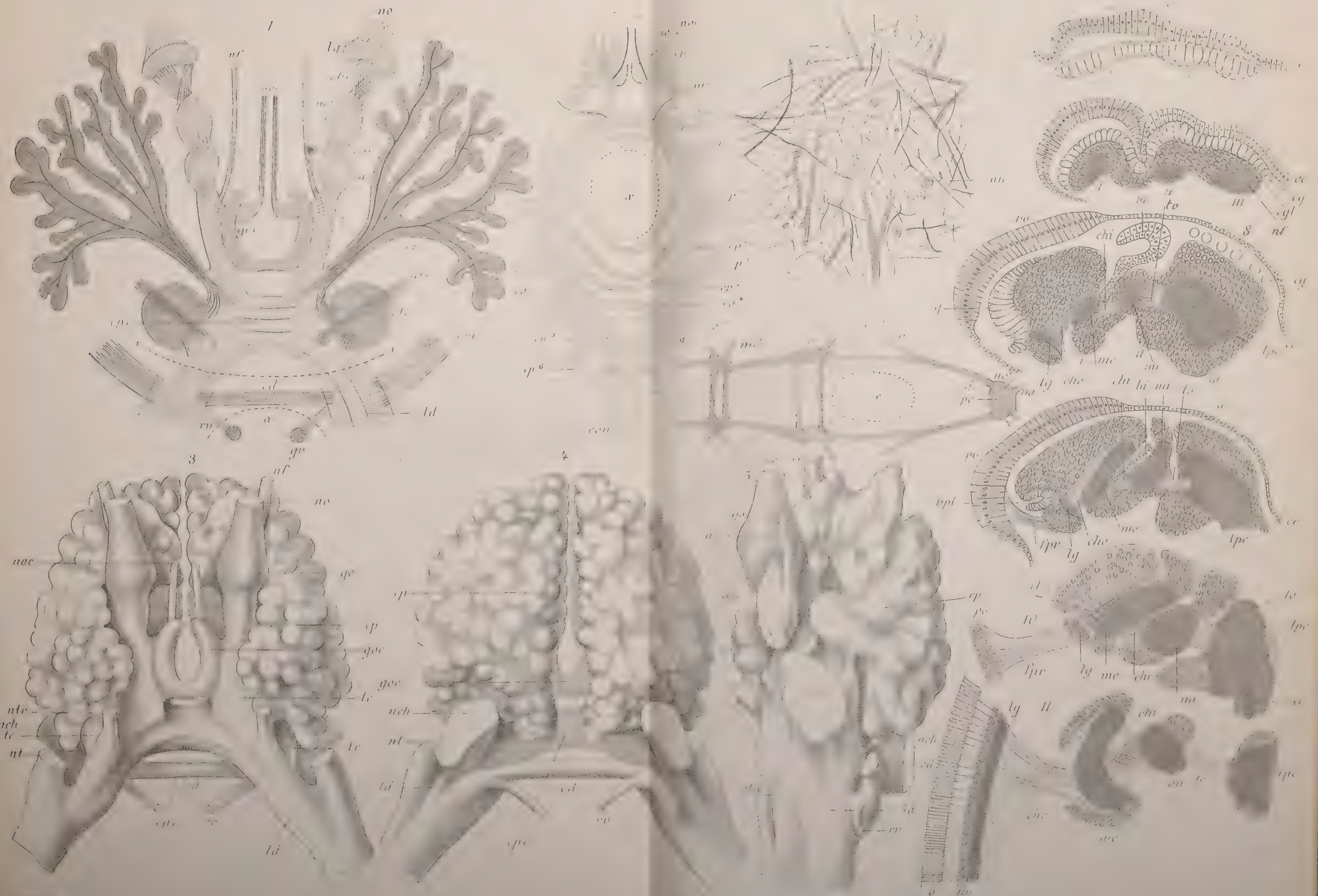

1
no
nf
lg
noc
goc
cp
cpc
cd
x
ld
rv
gv
2
cp
cp 5
cp 6
3
nf
no
noc
gc
cp
goc
lc
ntr
nch
tc
nt
cd
ld
4
cp
goc
nch
nt
ld
cd

Centres ner



...r des Arthropodes

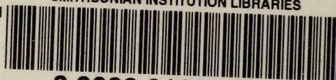
...s Lemercier Paris.



Centres nerveux des Arthropodes

Soc.té des Imp.ies Lemercier Paris

P 536


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01354 0885